

Lire
la première partie
de la thèse

Partie 3 : Patron de défoliation, les résultats



bosques españoles

I. Réponse globale des insectes défoliateurs à la diversité forestière

De nombreux travaux ont tenté de mettre en évidence le patron général de réponse des insectes défoliateurs à la diversité des arbres. Cependant, les différents dispositifs utilisés ont montré des réponses très contrastées, parfois neutres. Cette question n'a que très rarement été abordée sur un gradient de diversité forestière réalisé en milieu mature. En intégrant l'ensemble des dégâts foliaires observés sur le houppier, l'objectif de ce premier chapitre était donc de répondre à la question suivante : Quel est le patron général de réponse des insectes défoliateurs à la diversité des arbres dans les forêts matures d'Europe ?

Article soumis le 22 juin 2015 à Biology Letters

Résumé en français

Les dégâts causés par les insectes en forêts devraient augmenter avec le changement global. La diversité des arbres pourrait atténuer cet impact, mais une démonstration claire de la relation diversité-résistance fait défaut dans les forêts aménagées. Nous avons utilisé un réseau de 208 parcelles forestières échantillonnées le long de deux gradients orthogonaux, l'un basé sur la richesse spécifique des essences d'arbres et l'autre sur la latitude pour évaluer la défoliation totale sur des arbres matures en forêts d'Europe. Nous avons trouvé une relation positive entre la diversité forestière et la résistance aux insectes défoliateurs étant donné que globalement, la défoliation a diminué significativement avec le nombre d'espèces d'arbres dans les forêts matures échantillonnées. Ce patron de résistance par association était très constant pour la plupart des essences et des régions étudiées, indépendamment du climat. Ces résultats confirment le grand potentiel des forêts diversifiées à faire face à de futures perturbations biotiques dans un monde en plein bouleversement.

Mots-clefs

Biodiversité, Défoliation, Insecte, Résistance par association

Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe

Virginie Guyot^{1,4*}, Bastien Castagneyrol^{3,4}, Aude Vialatte^{1,2}, Marc Deconchat¹, Hervé Jactel^{3,4}

¹ INRA, DYNAFOR, UMR 1201, 31326 Castanet Tolosan, France

² Université de Toulouse, INPT-ENSAT, DYNAFOR, UMR 1201, 31326 Castanet Tolosan, France

³ Université de Bordeaux, BIOGECO, UMR 1202, 33405 Talence, France

⁴ INRA, BIOGECO, UMR1202, 33612 Cestas, France

* E-mail: virginie.guyot@ensat.fr

Abstract

Forest pest damage is expected to increase with global change. Tree diversity could mitigate this impact, but unambiguous demonstration of the diversity-resistance relationship is lacking in managed forests. We used a network of 208 forest plots sampled along two orthogonal gradients of increasing tree species richness and latitudes to assess total defoliation on mature trees in Europe. We found a positive relationship between forest diversity and resistance to insect herbivores as overall damage significantly decreased with the number of tree species in mature forests. This pattern of associational resistance was highly consistent across tree species and regions, irrespective of their climate. These findings confirm the greater potential of mixed forests to face future biotic disturbances in a changing world.

Keywords

Associational resistance, Biodiversity, Defoliation, Insect

Introduction

Biodiversity is widely acknowledged to support many forest ecosystem functions (Balvanera et al. 2006) and services (Gamfeldt et al. 2013). However they can be jeopardized by pest damage (Boyd et al. 2013), which are likely to increase under global change, including climate change (Jactel et al. 2012) and biological invasions (Kenis et al. 2009). Preventive pest management methods are therefore urgently needed to preserve the integrity and functioning of forests.

Interestingly biodiversity may also support a service of pest regulation. Quantitative reviews have shown that diverse forests are less prone to pest insects than tree monocultures (Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2014a) including to invasive species (Guyot et al. 2015), which suggests associational resistance (AR, Barbosa et al. 2009). However recent studies reported a lack of any tree diversity effect (Haase et al. 2015) or even the opposite, i.e. more damage in mixed forests (associational susceptibility AS, Schuldt et al. 2010). Still, these results mainly rely on studies that assessed damage on tree saplings in tree diversity experiments. We are therefore lacking an estimate of forest diversity effect on overall tree damage in mature stands. Moreover, insect herbivory changes along biogeographical gradients (Rodríguez-Castañeda 2013). Whether this affects the persistence of AR across a large range of latitudes and thus whether AR could stand under warmer climates, is still unknown.

We estimated crown defoliation in mature forest stands sampled along two orthogonal gradients of increasing tree species richness and latitudes in Europe (Baeten et al. 2013, part 2, chapter II.3). By controlling these two factors we could investigate the stationarity of associational resistance patterns across a large range of climatic conditions. More specifically we compared the effects of different forest diversity variables on total insect damage at both the stand and the tree species levels.

Material and methods

Insect damage was assessed in a network of 208 mature forests in six European regions of Mediterranean, temperate and boreal areas (Baeten et al. 2013, part 2, chapter II.3). In each region, forest plots were sampled under homogeneous abiotic and management conditions, along a gradient of tree diversity ranging from monocultures of the locally most common tree species (« focal species ») to mixtures of two, three, four or five species, depending on the regional species pool. Each plot was delimited by a 900m² square surrounded by a 10m buffer area to avoid edge effects. A total of 11 broadleaved and 4 conifer focal species were assessed (Table 4). Six individual trees per focal species were sampled at random among the dominant ones in pure stands, three in mixed stands.

Total insect damage in sampled trees was estimated using the crown condition survey protocol developed by ICP Forests (Eichhorn et al. 2010). We considered damage as leaf area reduction in tree crown, hereafter termed as defoliation. To assess defoliation, a comparison was made between the focal tree and a “reference tree”, i.e. a healthy tree with full foliage in its vicinity. The assessment was done with binoculars by the same observer (VG) for all trees, from at least two sides of the crown to account for all damage. Where different percentages of defoliation were attributed to a focal tree from different sides, the mean percentage was used (see Guyot et al. 2015 for details). Three regions were visited in summer 2012 and the other

three in summer 2013, starting from the south to follow leaf phenology, but all trees from a given region were sampled within the same three weeks.

The mean percent of defoliation per plot and per species was used as response variable (after *log* transformation). Linear mixed effect models were used to test for the effect of tree diversity on defoliation, using the *lmer* function in the *lme4* package in *R* (Bates et al. 2014). Four plot diversity variables were tested as fixed effects in separate models: tree species richness, a Shannon index of tree diversity, proportion of focal species and proportion of conifers, the latest three based on species-specific basal areas. In addition the mean annual temperature of the region was tested in interaction with diversity variables. Focal tree species identity and regions were used as random factors. The best models were selected using Akaike's information criterion (*AIC*) method.

Then effect of tree species richness on species-specific defoliation was modelled for each species in each region separately. Model parameter estimates (i.e. regression slopes) were then averaged across regions for a given tree species or across species for a given region, using weighted means (*eqn1* in Supplementary material).

In all four focal conifer species, mean defoliation was on average below 1%. They were therefore discarded from analyses, the study focusing on the eleven broadleaved species.

Table 4: List of focal tree species assessed for insect damage along gradients of tree species richness in six European regions.

Focal tree species	Number of sampled trees per species per region						Mean (\pm SE) % defoliation per plot
	Col. Metal. (Italy)	Alto Tajo (Spain)	Hainich (Germany)	Białowieża (Poland)	Râșca (Romania)	North Karelia (Finland)	
<i>Carpinus betulus</i>				82			14.1 (\pm 1.6)
<i>Castanea sativa</i>	73						13.4 (\pm 1.6)
<i>Quercus robur</i> - <i>petraea</i>	57		45	75			11.6 (\pm 1.4)
<i>Quercus faginea</i>		77					9.2 (\pm 1.0)
<i>Fagus sylvatica</i>			94		65		6.7 (\pm 0.7)
<i>Fraxinus excelsior</i>			71				5.9 (\pm 0.7)
<i>Acer pseudoplatanus</i>			53		43		5.3 (\pm 0.4)
<i>Quercus cerris</i>	74						4.9 (\pm 0.6)
<i>Betula pendula</i>				72		62	3.8 (\pm 0.2)
<i>Quercus ilex</i>	74	51					2.3 (\pm 0.3)
<i>Ostrya carpinifolia</i>	58						1.7 (\pm 0.3)
<i>Picea abies</i>			34	75	53	61	0.9 (\pm 0.2)
<i>Pinus nigra</i>		76					0.5 (\pm 0.2)
<i>Abies alba</i>					52		0.5 (\pm 0.2)
<i>Pinus sylvestris</i>		56		75		61	0.1 (\pm 0.0)
Annual mean temperature ($^{\circ}$ C)	13.1	9.7	7.4	6.9	5.5	2.1	
Maximal tree species richness per plot	4	4	4	5	4	3	

Results

Amongst the 1669 sampled trees, crown defoliation varied from 0 to 62.5%. At the plot level the mean tree defoliation ranged from 2% to 14% in broadleaved species and was consistently below 1% in conifers.

At the plot level, model comparison based on *AIC* identified tree species richness as the single best variable fitting mean tree defoliation (**Table S1** in Supplementary material) which decreased with increasing number of tree species ($F = 16.01$, $P < 0.001$, **Figure 16**). Predicted mean tree defoliation in broadleaves varied from 9.6% in monocultures to 6.6% in mixtures of five species. Mean annual temperature of the region was never retained by model selection either alone or in interaction with forest diversity variables (**Table S1** in Supplementary material).

At the tree species level, associational resistance was the most common pattern (**Figure 17**). It was observed in all six regions and in eight out of eleven broadleaved species, although this effect was significant in only four species \times country combinations.

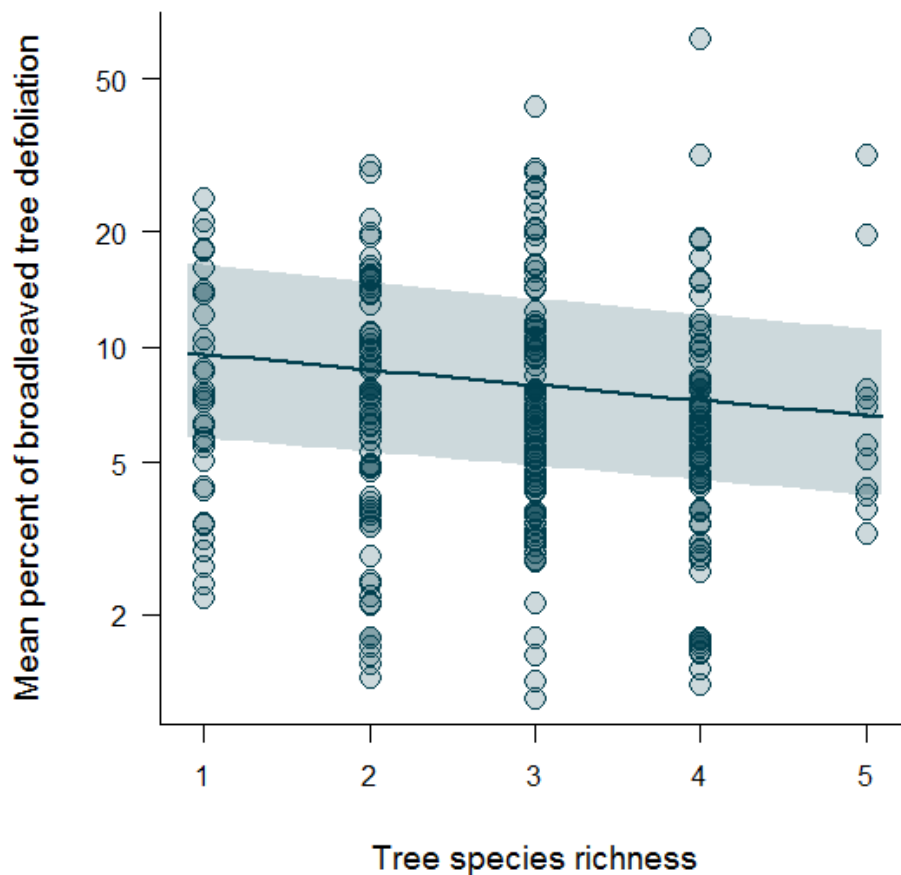


Figure 16: Relationship between mean percent of broadleaved tree defoliation per plot and tree species richness in mature European forests. The solid line and the shaded area show predictions from linear mixed model with corresponding confidence interval.

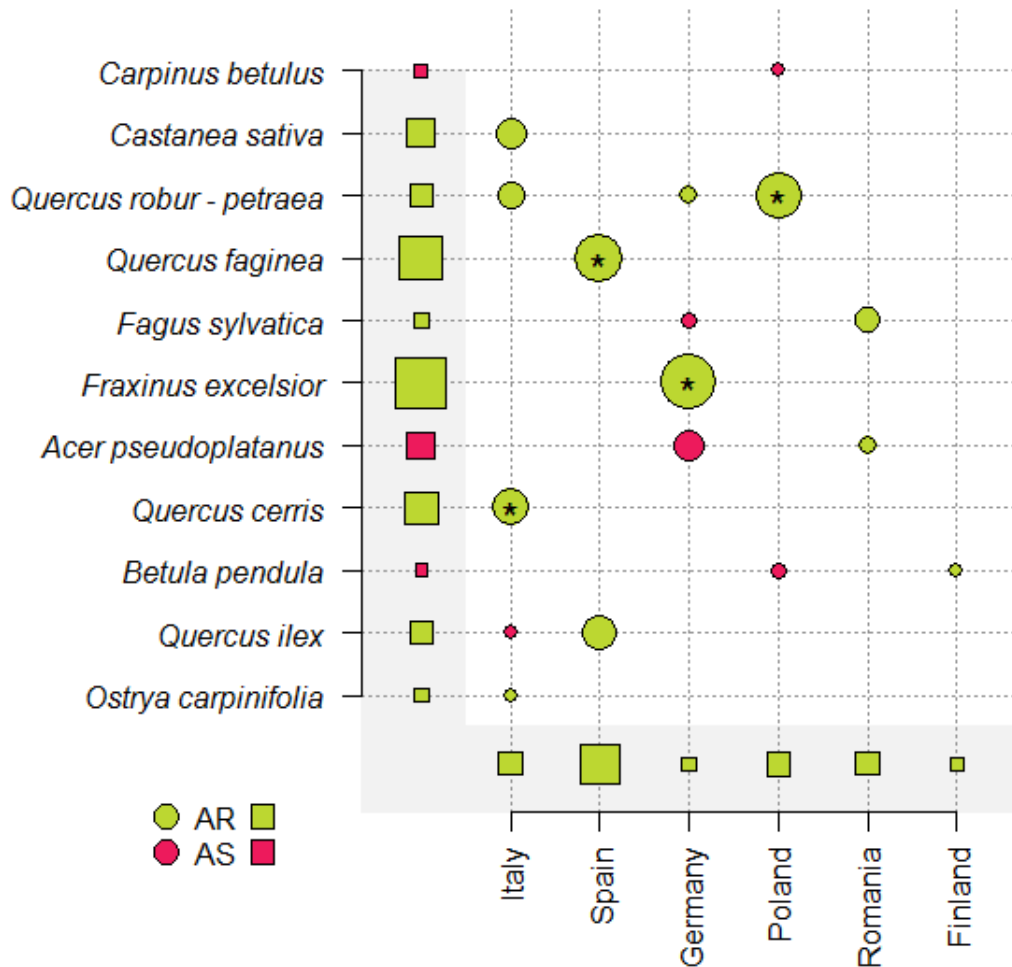


Figure 17: Species-specific and country-specific responses of defoliation to tree species richness. Symbol size is proportional to model parameter estimate (*i.e.* regression slope). Green dots indicate negative slopes (AR, associational resistance), red dots indicate positive slopes (AS, associational susceptibility). A star within a dot indicates a significant relationship. Within grey areas, squares represent weighted means across species and across countries. Countries were ordered from the warmest to the coldest.

Discussion

Based on a network of more than two hundred plots properly sampled along two explicit orthogonal gradients of tree species richness and latitudes (Baeten et al. 2013, part 2, chapter II.3) our study demonstrates a positive relationship between forest diversity and resistance to insect herbivores. This pattern was highly consistent across tree species and regions, irrespective of their climate. This is the first demonstration of large scale associational resistance in mature forests.

As for agricultural crops (Letourneau et al. 2011) previous meta-analyses reported reduced insect herbivory in more diverse forests (Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2014a) but they mainly focused on damage made by one particular pest insect on a given tree species grown as pure vs. mixed stands. They missed to address the effect of diversity on

total insect damage, which is more relevant to predict their impact on tree growth and ecosystem functioning. Here we found that overall resistance to herbivory was higher in mixed stands than in pure stands, regardless of the damaging agent. It is noteworthy that tree productivity followed the same pattern across the same plot network (Jucker et al. 2014).

The associational resistance paradigm was questioned by recent studies showing no (Barbosa et al. 2009) or opposite (Haase et al. 2015) pattern of diversity - resistance relationships. However, they were both conducted in small scale tree diversity experiments and not in managed forests. In addition, these studies dealt with young trees (less than 15 years) whereas we assessed damage on mature trees (more than 30 years). It was already noticed that the effects of tree species diversity on insect herbivory is more pronounced in older trees (Vehviläinen et al. 2007) which may be due to two, non exclusive, hypotheses: i) foliar defences against herbivores accumulate and change in composition with tree ontogeny (Barton & Koricheva 2010) while heterospecific neighbours can affect these leaf traits (Nickmans et al. 2015); ii) forests recruit an increasing number of specialist herbivores as they are ageing (Ulyshen 2011) while the magnitude of AR is known to be higher against mono- and oligophagous herbivores (Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2014a).

The study was not designed to allow investigating mechanisms of AR. However, tree species richness was retained as best explanatory variable of tree defoliation which is compatible with the two main ecological processes at work, bottom-up effects of plant-plant interactions and top-down effects involving natural enemies (Jactel & Brockerhoff 2007, Barbosa et al. 2009). Host tree concentration, frequency or apparency (Castagneyrol et al. 2013) are likely to be reduced in the presence of an increasing number of non host tree species (*i.e.* bottom-up processes). More diverse forests should provide parasitoids or predators with more abundant and diverse complementarity feed and nesting resources (*i.e.* top-down processes).

The main limitation of the study is that we could not assess insect herbivory under pest outbreak conditions (the rate of defoliation on broadleaves was on average close to 10%), neither we could include conifers that were virtually undamaged. It will be therefore of interest to further challenge the AR hypothesis in more stringent conditions, for example during conifer bark beetle outbreaks.

Acknowledgements

This research was funded by the 7th Framework Programme of the European Union (FP7/2007-2013) under grant agreement n°265171. We thank the FunDivEUROPE project, EFPA department of INRA, Aquitaine French region for funding VG PhD. We would like also thank all technicians and climbers for field help and Wilfried Heintz for personal database development.

Supplementary material

Method for averaging slopes using weighted means

$$b = \frac{\sum_{i=1}^k w_i b_i}{\sum_{i=1}^k w_i} \quad \text{eqn1}$$

with b_i the slope of the relationship between a given focal tree species in a given region and $w_i = 1/v_i$ with v_i the variance of the slope b_i (Becker & Wu 2007).

Table S1: Result of model comparison for testing the effect of four forest diversity and composition variables on mean defoliation in broadleaved species.

Model	<i>K</i>	AIC	Δ_i	<i>w_i</i>	Estimate	± SE
Tree species richness	5	492.99	0.00	0.83	-0.11	0.03
Shannon's diversity index	5	496.81	3.82	0.12	-0.24	0.07
Tree species richness + Temperature	6	499.76	6.77	0.03	-0.10	0.03
					0.01	0.04
Null	4	501.22	8.22	0.01	1.97	0.29
Shannon diversity index + Temperature	6	503.53	10.53	0.00	-0.23	0.08
					0.01	0.04
Temperature	5	507.71	14.71	0.00	0.02	0.04
Proportion of focal species	5	508.36	15.37	0.00	0.00	0.00
Tree species richness × Temperature	7	509.20	16.21	0.00	-0.00	0.01
Shannon diversity index × Temperature	7	510.99	17.99	0.00	-0.01	0.02
Proportion of conifers	5	511.72	18.73	0.00	-0.00	0.00
Proportion of focal species + Temperature	6	515.02	22.03	0.00	0.00	0.03
					0.01	0.04
Proportion of conifers + Temperature	6	518.22	25.23	0.00	-0.00	0.00
					0.02	0.04
Proportion of focal species × Temperature	7	531.38	38.39	0.00	0.00	0.00
Proportion of conifers × Temperature	7	533.25	40.26	0.00	-0.00	0.00

II. Patron global de résistance par association en lisière et à l'intérieur du bois

Un patron global de réponse des insectes défoliateurs à la diversité des arbres matures a été montré dans le chapitre précédent par le phénomène de résistance par association observé au sein de gros massifs forestiers. Toutefois, ce patron peut-il être généralisable quelle que soit la position de l'arbre hôte dans le bois, étant donné que les lisières forestières ont des conditions environnementales différentes de l'intérieur du bois pouvant influencer la relation plante-insecte ?

Article en préparation pour Journal of Applied Ecology

Résumé en français

De nombreuses études ont montré que la diversité des arbres favorise la résistance des forêts aux insectes défoliateurs. Cependant, il a été suggéré que ce phénomène est dépendant de l'échelle spatiale. En effet, la résistance par association (*RA*) serait plus prononcée sur des petites surfaces forestières. Mais, à cause de la covariation du ratio périmètre/surface l'importance de l'effet devrait masquer un effet de la lisière sur la *RA*. Nous avons sélectionné des placettes forestières d'après un plan d'étude établi sur deux facteurs et deux niveaux pour comparer la défoliation des houppiers de chênes focaux entourés par des arbres voisins conspécifiques ou hétérospécifiques, en lisière et à l'intérieur de petits bois fragmentés. Les résultats ont montré que les chênes focaux étaient en moyenne moins défoliés lorsqu'ils étaient placés dans un environnement local hétérospécifique et la *RA* avait tendance à être meilleure en lisière comparé à l'intérieur du bois. De plus, le pourcentage de houppier défolié s'est avérée significativement plus faible lorsque la richesse spécifique du voisinage était plus élevée. Nous avançons l'hypothèse que la réduction de la défoliation dans les zones diversifiées en lisière était due aux difficultés que pouvaient avoir les insectes pour localiser leur hôte et/ou à un contrôle plus efficace par les ennemis naturels. Les conséquences pratiques de ces résultats est que la gestion des insectes défoliateurs en forêt pourrait être améliorée par le maintien ou la plantation de haies protectrices composées d'un mélange d'essences.

Mots-clefs

Biodiversité, Chêne, Défoliation, Dommages, Insecte, Echelle spatiale

Associational resistance at forest edges

Virginie Guyot^{1,4*}, Hervé Jactel^{3,4}, Baptiste Imbaud¹, Bastien Castagneyrol^{3,4}, Marc Deconchat¹, Aude Vialatte^{1,2}

¹ INRA, DYNAFOR, UMR1201, 31326 Castanet Tolosan, France

² Université de Toulouse, INPT-ENSAT, DYNAFOR, UMR1201, 31326 Castanet Tolosan, France

³ INRA, UMR1202 BIOGECO, F-33610 Cestas, France

⁴ Université de Bordeaux, BIOGECO, UMR 1202, F-33615 Pessac, France

* E-mail: virginie.guyot@ensat.fr

Abstract

1. A growing number of studies supports the view that tree diversity improves forest resistance to insect herbivores. However, it has been suggested that this process is scale dependant, associational resistance (*AR*) being more pronounced in small plots. But due the perimeter/area covariation, the size effect may in fact dissimulate an edge effect on *AR*.
2. In this study we selected forest plots according to a complete factorial design with two factors and two levels to compare crown defoliation on focal oak trees surrounded by conspecific or heterospecific neighbours, at the edge or within forest patches.
3. Focal oak trees were on average less damaged among heterospecific neighbours and *AR* tended to be greater at forest edges than within forest patches. Furthermore, the percentage of crown defoliation significantly decreased with tree species richness increasing in neighbourhood.
4. We propose that reduced herbivory in more diverse forest edges was due to insect herbivores being less successful in host location and/or being better controlled by natural enemies.
5. The practical implications of these findings is that forest pest management could be improved by maintaining or planting mixed species hedgerows.

Key-words

Biodiversity, Insect, Damage, Oak, Defoliation, Spatial scale

Introduction

Within the general biodiversity - ecosystem functioning framework, a growing body of research has been addressing the effect of plant diversity on resistance to insect herbivores. Meta-analyses showed an overall decrease of insect damage in more diverse plant communities, both in agro (Letourneau et al. 2011) and forest ecosystems (Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2014a). Still, this general pattern masks a large variation in the magnitude but also in the direction of diversity - resistance relationships, from positive (i.e. associational resistance, AR; Barbosa et al. 2009), neutral (e.g. Haase et al. 2015) to negative effects (i.e. associational susceptibility, AS; Schuldt et al. 2010). Several reasons may account for this variability, including the host specificity of herbivores with AR more often observed against specialized insects (Castagneyrol et al. 2014a) and the age of communities since AR tends to be higher in older forests (Vehviläinen et al. 2006). However the spatial scale at which diversity effects are investigated recently emerged as another key explanation of variability in AR (Giffard et al. 2012). In their review of results from 24 experiments, Bommarco & Banks (2003) concluded that a negative effect of plant diversity on herbivores is generally observed in small plots whereas it is negligible in large plots. They discussed about the influence of the size of plant mixtures in their spatial dimension, arguing that specialized insects were more likely to move among small patches of vegetation (Kareiva 1983) and eventually select monocultures where host plants are more concentrated (Yamamura 2002). Surprisingly they missed to address the edge effect which is supposed to increase in smaller vegetation patches along with the ratio between perimeter and surface of a polygon.

The edge effect might exacerbate most ecological processes involved in AR. First, resistance can be driven by plant-plant interactions, where the presence of heterospecific neighbors reduces the probability of host plants being identified and located by herbivores (Barbosa et al. 2009). Here one may assume that patrolling insects are more likely to find monospecific spots of host plant along edges of vegetation patches, as they are more apparent (Floater & Zalucki 2000, Dulaurent et al. 2012), thus increasing the difference with location success in edges with a mix of host and non host plants. Second, natural enemies of herbivores are likely to be more abundant and effective in mixed forests that provide them with alternative habitats and resources (Riihimäki et al. 2005, Jactel et al. 2006). There, many studies have reported on higher animal biodiversity at forest edge compared to forest interior (e.g. Ries et al. 2004, Pryke & Samways 2011) which may translate in higher predation rate (Barbaro et al. 2012).

The question of AR at edges of forests is also of growing importance as many insect defoliators are known to more severely damage forest borders (e.g. Régolini et al. 2014) and because the ongoing fragmentation of forests (Fahrig 2003) results in increasing proportion of edges compared to forest interiors. The main objective of our study was therefore to compare the effect of tree species diversity on insect damage at forest edge vs. interior. The main hypothesis was a greater associational resistance for trees located at the edge of forest patches due to higher damage on pure neighbourhood as a result of increased host concentration and lower damage on mixed neighbourhood as a consequence of more effective control by natural enemies. To properly test this hypothesis we focused on a single tree species, i.e. oak, and used a complete factorial design by sampling pure and mixed neighbourhoods (hereafter call pure and mixed “plots”) along the edge and within the same forest patches of a rural landscape.

Material and methods

Study sites

The study was carried out in forest patches located in the valleys and hillsides of Gascony, a rural landscape of South-Western France. The climate is temperate with oceanic and Mediterranean influence and soils are mainly calcareous or acid molasses. Forest patches are dominated by oaks (*Q. petraea*, *Q. robur* and *Q. pubescens*) mixed with other native deciduous species (*C. betulus*, *P. avium*, *A. campestre*, *F. excelsior* and *S. torminalis*). The experiment was set up in two close municipalities (hereafter call “sites”), Saint-André and Saint-Lys, where forest cover was 18% and 9% respectively (**Table 5**).

Table 5: Characteristics of study sites with number of sampled forest patches, experimental plots and neighbouring trees.

Study sites		Saint-André	Saint-Lys	Total
GPS coordinates		43°16'11.6"N 0°50'50.3"E	43°30'40.0"N 1°11'30.0"E	
Forest cover		18.5 %	9.2 %	
Sampled forest patches		10	6	16
Sampled plots				
Pure	edge	13	2	15
	interior	11	6	17
Mixed	edge	22	13	35
	interior	24	15	39
<i>Total</i>		70	36	106
Neighbouring trees		730	376	1106

Setting of sampling plots in forest patches

The diversity factor (pure vs. mixed) was crossed with a position factor with two modalities, edge vs. interior, describing the position of plots within forest patches. The sampling design resulted in four modalities that were compared within the same 16 forest patches ranging from 16 to 46ha, with compact shape (**Table 5**). Some patches received more than four experimental plots, resulting in an unbalanced number of replicates per modality (**Table 5**) for a total of 106 sampled plots.

A sampling plot consisted of a focal oak tree surrounded by its closest neighbouring trees. Neighboring trees were either of the same oak species, i.e. pure plot, or of different deciduous trees species for most of them, i.e. mixed plots (in order of frequency: *C. betulus*, *P. avium*, *Q. pubescens*, *A. campestre*, *F. excelsior*, *Populus tremula*, *Robinia pseudoacacia*, *Castanea sativa*, *S. torminalis*, *Fagus sylvatica*, *Ulmus minor*, *Pseudotsuga menziesii*, *Tilia platyphyllos*, *Quercus rubra*, *Corylus avellana*, *Crataegus monogyna*, *Sorbus domestica*, *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Fraxinus angustifolia*, *Malus sylvestris* and *Pinus pinaster*). The tree species richness ranged from 3 to 7 species in mixed plots.

From April to October 2012, each site was visited to select plots of different diversity at the edge and within (interior) forest patches. Edge was defined as the 30m-width strip from

the border of the patch. This threshold distance was used to make sure that focal trees were under an edge effect (Harper et al. 2005, Alignier 2010). Interior was defined as the inner area of the patch, at least 60m far from the border (Figure 18). The selected forest patches had no large forest roads, clearings or recent cuttings in order to avoid internal edge effects.

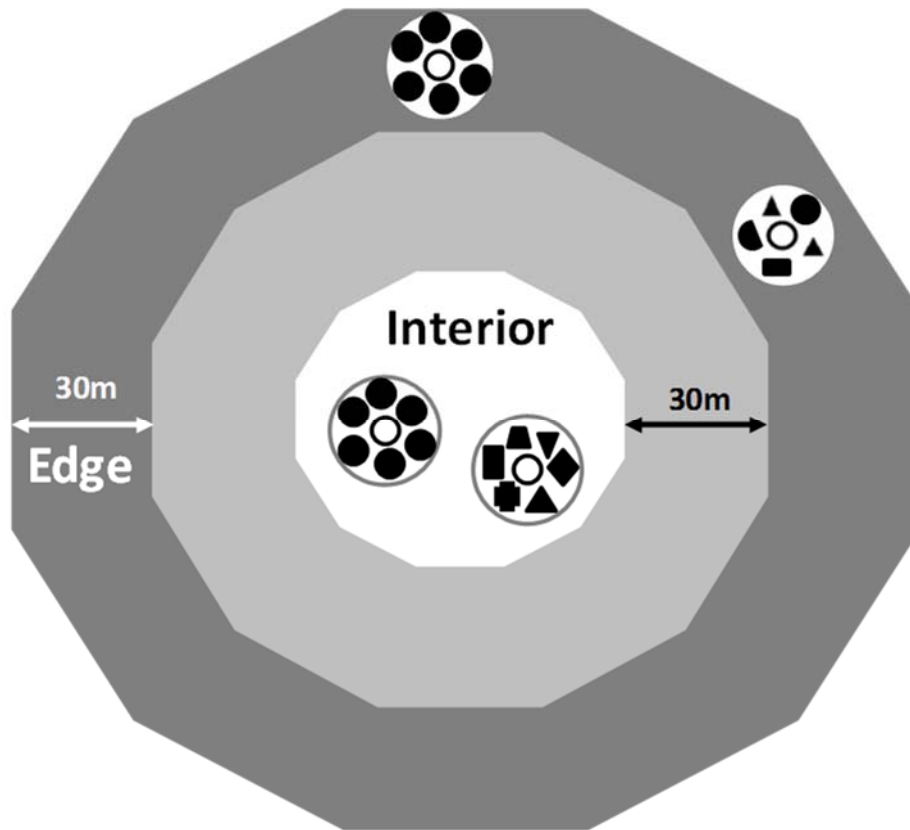


Figure 18: Illustration of the four modalities of the sampling design: pure plot at forest edge and interior, mixed plot at forest edge and interior. Focal oak trees are white dots, neighbouring oaks are black dots, neighbouring trees of different species are black forms. Edge is the dark grey area, the interior area is in white.

To be included in the survey, focal oak trees had to fulfill four criteria, i.e. to be (i) *Q. petraea* or *Q. robur* (we did not distinguish between them because they are close species that can hybridize and are therefore difficult to distinguish in the field; furthermore they were assumed to be functionally equivalent in the way they interact with insect herbivores), (ii) dominant or codominant in the canopy in order to standardize for the tree size, (iii) surrounded at 360° by other trees in order to get standardized (symmetrical) crown shapes, and (iv) at least 50m away from another sampled focal tree for sake of independency. A tree was considered a neighbor of a focal oak if (i) its crown was at a maximum of 3m far from the crown of the focal tree, (ii) its diameter at breast height (*DBH*) was above 10cm or its height was above 50% of the canopy height (in order to exclude too small individuals, including saplings).

The total sample of trees consisted in 106 focal oak trees (i.e. 106 experimental plots) and 1106 neighbouring trees (**Table 5**), i.e. each focal tree was surrounded by ca. 10 neighbouring trees.

Crown defoliation assessment

Crown defoliation, i.e. foliar loss, in focal trees was estimated by adapting the ICP Forests protocol (Eichhorn et al. 2010). To assess crown defoliation, a comparison was made between the focal tree and a “reference tree”, i.e. a healthy tree with full foliage in the same forest patch. In our protocol, tree crown was separated in two sections, one exposed to sunlight and the other in the shade, as foliar loss may be also due to competition for light or natural pruning in the shaded part, given that oak trees are heliophilous. The assessment was done with binoculars by the same trained person in order to avoid observer bias.

On each focal oak, the observer visually estimated the proportion of (1) crown volume exposed to sunlight (P_{CL}), (2) dead branches in the two sections of the crown (P_{DBL} for sun exposed and P_{DBS} for the shady section respectively) and (3) defoliation in the two sections of the living crown i.e. the crown excluding dead branches (P_{DL} for the sun exposed and P_{DS} for the shady section respectively). The following percentage classes were used for all proportion variables: 0%, >0-1%, >1-12.5%, >12.5-25%, >25-50%, >50-75% and >75%. Two sides of the crown were systematically assessed to account for total defoliation. The mean of damage class medians was used if a different score was attributed for different sides of the crown.

The total percent of defoliation was then estimated as (see Guyot et al. 2015 for details):

$$T_D = P_{ACL} \times P_{DL} + (1 - P_{ACL}) \times P_{DS} \quad \text{eqn 1}$$

where P_{ACL} represents the proportion of the living crown exposed to sunlight:

$$P_{ACL} = \frac{P_{CL} (1 - P_{DBL})}{P_{CL} (1 - P_{DBL}) + (1 - P_{CL}) (1 - P_{DBS})} \quad \text{eqn 2}$$

Herbivory assessment on collected leaves

To make sure that defoliation was mainly due to insect herbivory, all focal trees were climbed to collect leaf samples from September 9th to 26th, 2013 (with the agreement of forest owners). Two branches were cut at random, one at the top and another one in the middle of tree crown, to obtain a leaf sample on each section of the crown (i.e. sun exposed and shady). On each branch, 50 leaves were collected at random and frozen at -18°C until damage assessment. Damage by seven different feeding guilds was visually assessed by a single person (BI). For leaf chewers and skeletonizers, we scored damage using seven classes of damage (0%, >0-5%, >5-10%, >10-25%, >25-50%, >50-75, >75%). Chewing damage was assessed first. Then skeletonizing damage was assessed on the remaining intact leaf area. For miners, rollers, tiers, gall makers and sap-feeders, we counted the number of leaves with at least one individual damage (NLD). The mean percentage of leaf area removed (LAR) by chewers and skeletonizers and the percentage of leaves impacted by the other guilds were calculated for each tree sampled.

Statistical analyses

The total percentage of defoliation (T_D) was used as response variable. To test the suitability of crown assessment with insect damage evaluation, we made Pearson's correlation tests between T_D and each insect guild variable calculated with leaf sample collected in the same focal oak trees.

T_D was squared transformed to satisfy the assumptions of statistical tests. Linear mixed effects models were used to test for the effects of plot diversity, plot position and their interaction (as fixed factors) on T_D . Study site ($n= 2$) was also entered in the model as a fixed factor whereas forest patch ($n= 16$) was used as random factor to account for multiple plots within the same patch. In a second modelling step we replaced the categorical factor "plot diversity" (pure vs. mixed) by a continuous variable, tree species richness (ranging from 1 in pure plots to 7 in mixed plots). Models were built using *lmer* function in *lme4* package (Bates et al. 2014) in *R* (R Core team 2014). The variables responsible for variability in defoliation were tested within an information theory framework. We performed stepwise model selection using the Akaike Information Criterion corrected for small sample size ($AICc$), starting with the full model (including study site, diversity [as a factor or a continuous variable], position and diversity \times position interaction). Models with lower $AICc$ values ($\Delta AICc < 2$) are considered better fit models (Burnham & Anderson 2002). Model comparison was done using the *selMod* function in the *pgirmess* package in *R* (Giraudoux 2014).

Then we also calculated the magnitudes of AR (and confidence interval CI at 95%), i.e. the relative reduction of defoliation in mixed plots compared to pure plots, at edge and within forest patch as:

$$M_{AR} = \frac{\sum_{i=1}^n E_i W_i}{\sum_{i=1}^n W_i} \quad \text{eqn 3}$$

where E_i represents the standardized effect of each i site calculated as:

$$E_i = \ln \left(\frac{\bar{X}_{T_{Di} \text{ mixed plots}}}{\bar{X}_{T_{Di} \text{ pure plots}}} \right) \quad \text{eqn 4}$$

with $\bar{X}_{T_{Di}}$ the total mean defoliation of each i site, on mixed and pure plots respectively,

and W_i the weight of each i site calculated as:

$$W_i = \frac{(S_{T_{Di} \text{ mixed plots}})^2}{N_{i \text{ mixed plots}} \times (\bar{X}_{T_{Di} \text{ mixed plots}})^2} + \frac{(S_{T_{Di} \text{ pure plots}})^2}{N_{i \text{ pure plots}} \times (\bar{X}_{T_{Di} \text{ pure plots}})^2} \quad \text{eqn 5}$$

with $S_{T_{Di}}$ the standard deviation of each i site, on mixed and pure plots respectively.

Results

All the sampled oak trees were damaged by insect herbivores. The mean crown defoliation of focal trees (T_D) ranged from 1% to 51% and was on average 15%. Leaf area removed by chewers ranged from 3% to 42% (mean = 13%) and number of leaves with at least one tier damage and one gall varied from 0 to 7 (mean = 1) and from 7 to 91 (mean = 31) respectively,

on the leaves collected in the same trees (see the means of other guilds on **Table S2**). The mean crown defoliation was positively and significantly correlated with each of these three herbivory variables measured on leaf sample (Pearson's $r_{chewer} = 0.39$, Pearson's $r_{tier} = 0.22$, Pearson's $r_{galler} = 0.20$) which was not the case for the other guilds (**Table S3**).

Total defoliation was significantly higher on focal oaks in pure plots than in mixed plots (**Figure 19**), suggesting associational resistance (AR). The diversity \times position interaction had an $AICc$ weight ($w_{diversity \times position}$) of 0.27 which corresponds to the probability that the interaction is a component of the best model. However, parameter estimate was significantly different from zero only at $\alpha = 0.10$ (**Table 6**). The mean defoliation in mixed plots was significantly lower than in pure plots at forest edge whereas this difference was only marginally significant in forest interiors (**Figure 19**). The magnitude of AR, within the same site, was -44% (CI : -55%; -42%) at forest edge and -11% (CI : -17%; -9%) in forest interior.

Total defoliation of focal oaks significantly decreased with increasing number of tree species in experimental plots (**Figure 20**, **Table 7**) irrespective of the position of plots.

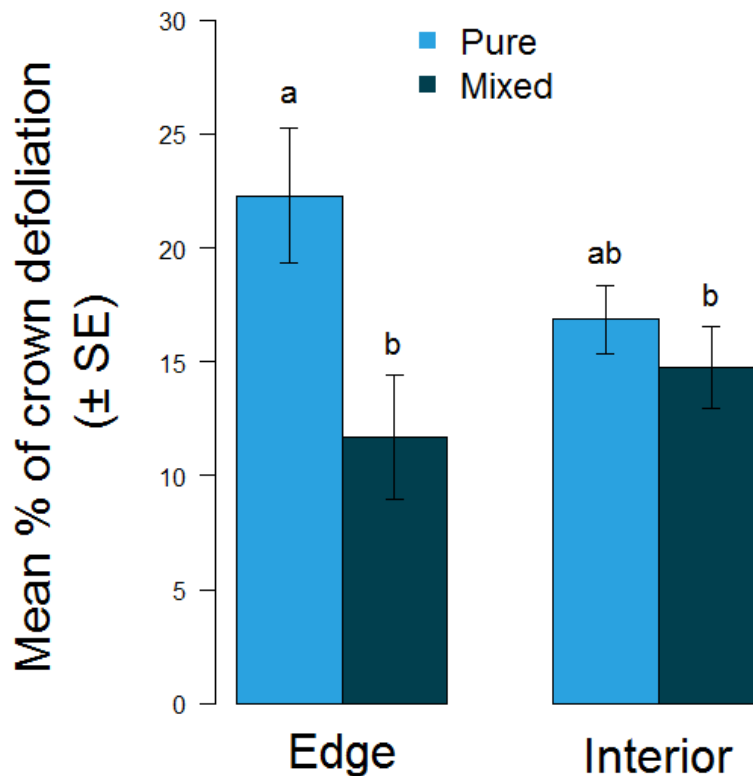


Figure 19: Effect of plot diversity (pure vs. mixed) and plot position (edge vs. interior) on focal oak tree crown defoliation. Mean percent of crown defoliation per oak tree (with standard errors) are shown. Different letters represent the significant differences of least squares means between modalities (according to the models with marginally significant interactions between plot position and diversity).

Table 6: Final selection of best linear mixed models testing the effect of plot diversity (pure vs. mixed) and plot position (edge vs. interior) on focal oak defoliation (T_D). Patch identity is given as random factor. K is the number of estimable parameters. Parameters estimates are given for fixed effects of models within a $\Delta i = 2$ units of the best model (i.e. the model with the lowest $AICc$). Bold characters refer to parameters for which estimate is significantly different from zero at $\alpha = 0.10$.

Model	K	$AICc$	Δ_i	w_i	Factors	Estimate	\pm SE	P
<i>diversity + patch</i>	4	352.7	0.00	0.27	<i>diversity</i>	-0.57	0.26	0.030
<i>site + diversity + patch</i>	5	353.4	0.71	0.19	<i>site</i>	-0.45	0.36	0.225
					<i>diversity</i>	-0.57	0.26	0.030
<i>position \times diversity + patch</i>	6	353.7	0.94	0.17	<i>position</i>	-0.6	0.41	0.601
					<i>diversity</i>	-1.06	0.36	0.021
					<i>position \times diversity</i>	0.92	0.49	0.065
<i>site + position \times diversity + patch</i>	7	354.6	1.92	0.10	<i>site</i>	-0.41	0.35	0.256
					<i>position</i>	-0.55	0.41	0.662
					<i>diversity</i>	-1.04	0.37	0.022
					<i>position \times diversity</i>	0.89	0.49	0.074
position + diversity + patch	5	354.9	2.13	0.09				
site \times diversity + patch	6	355.4	2.65	0.07				
site + position + diversity + patch	6	355.6	2.84	0.06				
site \times diversity + position + patch	7	357.5	4.77	0.02				
site \times position + diversity + patch	7	357.8	5.04	0.02				
site \times diversity \times position + patch	10	361.8	9.04	0.00				
null + patch	3	412.6	59.83	0.00				
site + patch	4	412.9	60.13	0.00				
position + patch	4	414.6	61.90	0.00				
site + position + patch	5	415.0	62.26	0.00				
site \times position + patch	6	416.4	63.69	0.00				

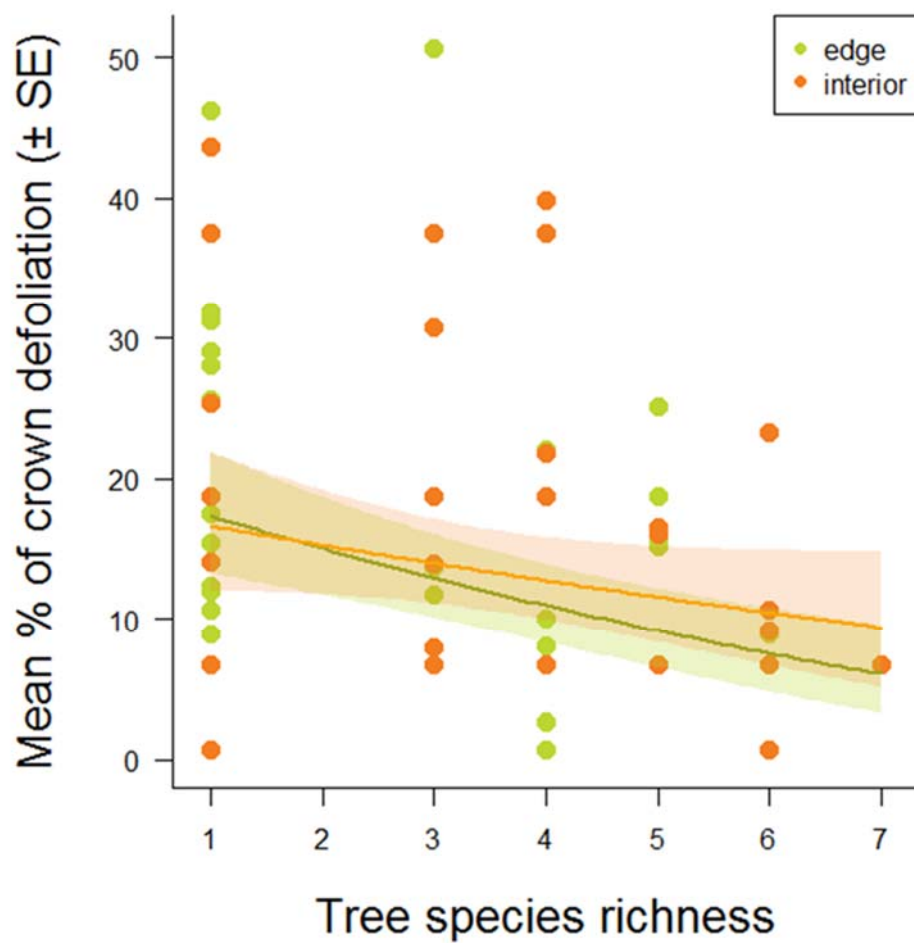


Figure 20: Effect of plot diversity (tree species richness) and plot position (edge vs. interior) on focal oak tree crown defoliation. Dots represent mean percentage of crown defoliation per focal oak tree. The solid lines and shaded areas represent predictions from the models and corresponding confidence intervals.

Table 7: Final selection of best linear mixed effects models testing the effect of plot diversity (tree species richness) and plot position (edge vs. interior) on focal oak defoliation (T_D). Patch identity is given as random factor. K is the number of estimable parameters. Parameters estimates are given for fixed effects of models within a $\Delta i = 2$ units of the best model (i.e. the model with the lowest $AICc$). Bold characters refer to parameters for which estimate is significantly different from zero at $\alpha = 0.10$.

Model	K	$AICc$	Δ_i	w_i	Factors	Estimate	\pm SE	P
<i>tree richness + patch</i>	4	350.64	0.00	0.27	<i>tree richness</i>	-0.18	0.07	0.008
<i>site + tree richness + patch</i>	5	351.30	0.66	0.19	<i>tree richness</i> <i>site</i>	-0.18 -0.43	0.07 0.34	0.008 0.219
position + tree richness + patch	5	352.69	2.04	0.11				
site + position + tree richness + patch	6	353.33	2.69	0.08				
site \times tree richness + patch	6	353.55	2.90	0.07				
position \times tree richness + patch	6	353.66	3.02	0.07				
site + position \times tree richness + patch	7	354.57	3.93	0.04				
null + patch	3	355.21	4.56	0.03				
site \times position + tree richness + patch	7	355.56	4.92	0.03				
site \times tree richness + position + patch	7	355.60	4.96	0.02				
site + patch	4	355.84	5.20	0.02				
position + patch	4	357.27	6.63	0.01				
site + position + patch	5	357.91	7.26	0.01				
site \times position + patch	6	359.88	9.24	0.00				
site \times position \times tree richness + patch	10	361.20	10.56	0.00				

Discussion

These findings provide new evidence that the presence of heterospecific neighbors can result in lower insect herbivory on focal tree, thus supporting the associational resistance (AR) hypothesis (Barbosa et al. 2009). Our findings confirm that AR also applies to mature forests as recently shown in a large scale survey across Europe (Guyot et al. *submitted*). In this study total crown defoliation was also assessed on *Q. robur* and *Q. petraea* in Poland, Germany and Italy and, in all three countries, insect damage on oak trees decreased with increasing tree species richness, just as we observed in southwestern France (Figure 20).

Until recently the main support to AR in forest ecosystems was provided by meta-analyses of published studies focusing on comparison between damage made by one single insect species on a given tree species grown in pure vs. mixed stands (Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2014a). These results were questioned by several works conducted in tree diversity experiments where idiosyncratic (Vehviläinen et al. 2007), neutral (Haase et al. 2015) or even opposite patterns (i.e. associational susceptibility, AS; Schuldt et al. 2010, Plath et al. 2012) were found. Such discrepancies could originate in the focus on particular insect species or feeding guilds, which can have distinct and even opposite responses to tree diversity (Vehviläinen et al. 2007) whereas we were interested in overall defoliation on focal trees (consistent with insect damage assessed on leaves). However the main difference with our study

is that we focused on mature oak forests (trees older than thirty years) while manipulative experiments are still limited to young trees (< 15 years). Yet, our results are consistent with previous findings suggesting that AR is more likely to occur in older stands (Vehviläinen et al. 2007). This might be due to ontogenic changes in leaf traits (e.g. secondary metabolites, chemical composition) involved in plant - herbivores trophic interactions (Barton & Koricheva 2010) that are moreover affected by the presence of heterospecific neighbors (Nickmans et al. 2015). It could be also the result of long term processes of insect recruitment by ageing forests where the proportion of specialist herbivores increases with time (Ulyshen 2011) while the magnitude of AR is known to be higher against specialized herbivores than against generalist insects (Castagneyrol et al. 2014a).

Another contribution of this study, and of the sibling study made at the European scale (Guyot et al. *submitted*), is that we could demonstrate the increased magnitude of associational resistance along tree species richness gradients. It is not only that mixed forests are more resistant than pure forests (**Figure 19**, Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2014a) but that mixed forests with higher specific diversity are less prone to herbivory than less diverse forests (e.g. two species mixtures). As for the general biodiversity and ecosystem functioning relationship, e.g. more diverse plant communities being more productive, one might suggest two non-exclusive explanations for this quantitative effect of tree species richness on AR. First, consistently with the complementary effect (Loreau & Hector 2001), the association of many different tree species may result in the provision of complementary food or habitat resources to the natural enemies that can control insect herbivores (Riihimäki et al. 2005, Vehviläinen et al. 2008, Giffard et al. 2011). Second, according to the sampling effect (Loreau & Hector 2001), the probability of incorporating a species with particular traits important for driving AR is supposed to increase with the number of tree species in mixed forests. For example non host plant can release the so called non host volatiles which might disrupt host recognition by specialized insect herbivores, as shown with birch trees preventing the attack of neighboring pine trees by the pine processionary moth (Jactel et al. 2011). Still the range of variation in tree species that was investigated in our studies was rather short (up to seven species). It would be interesting to assess forest resistance along longer gradients of tree diversity as it might level out or even decrease beyond a certain threshold of accumulated number of tree species, as observed in mega diverse forests (Schuldt et al. 2012), probably due to increased recruitment of generalist herbivores.

However the main originality of this work is to demonstrate for the first time that the diversity - resistance relationship potentially varies within forest stands. We found some support for an interactive effect of plot diversity and plot position on total defoliation of oak trees, with higher magnitude of AR at the edge of forest patches than in forest interiors (**Figure 19**). The idea that AR is a spatially explicit process was already proposed by Bommarco and Banks (2003). However they mainly raised the question of spatial size, i.e. area, highlighting that AR is more often observed in small than in large patch of plant mixtures. They suggested that this pattern resulted from an interaction between dispersal and host selection processes, herbivores being able to move more quickly from diverse vegetation patches to pure ones where host concentration is higher, following the assumptions of the optimal foraging theory (Pyke 1984). However patrolling insects are likely to get information about presence of suitable hosts from a distance, using visual or olfactory cues (Hambäck et al. 2010) i.e. from outside of vegetation patches. The quantity and quality of potential host plants at the edge of patches may be then of greater importance than previously thought. Englund and Hambäck (2007) showed that insect

immigration rate within vegetation patches was dependent on patch detectability which in turned increased with patch diameter. As a consequence one might expect that high concentration of host plant at patch edge would be more steadily chosen and colonized by herbivores whereas mixtures of host and non-host plants at the periphery of vegetation patches would be more often avoided. In our study we found the first type of response, with slightly higher damage in pure plot at forest edges than in pure plots in forest interiors whereas no differences were detected between inner or external mixed plots. This is also consistent with the observation of higher damage by insect defoliators on forest edges (e.g. [Régolini et al. 2014](#)) which could be due to higher random “interception” of ovipositing females insects entering a forest patch or to an active selection of host trees that more apparent ([Floater & Zalucki 2000](#), [Dulaurent et al. 2012](#), [Castagneyrol et al. 2013](#)) at the border of forest stands.

Another possible mechanism for higher AR at forest edge is a more effective biological control of herbivores by their natural enemies. Previous studies have shown that biodiversity tends to decrease from habitat edge to interior ([Ries et al. 2004](#)) notably because of complementarity in food and nesting resources provided by the two adjacent habitats. Larger insect abundance and diversity have been found at forest edges compared to forest interiors ([Barbosa et al. 2005](#), [Wermelinger et al. 2007](#), [Samalens et al. 2007](#), [Pryke & Samways 2011](#), [van Halder et al. 2011](#), [Vodka & Cizek 2013](#)). [Barbaro et al. \(2012, 2014\)](#) also demonstrated that bird functional diversity is higher at forest edges which translate in enhanced insectivory. By contrast foraging by arthropod predators or insectivorous birds may be hindered by high tree density or structural complexity occurring in forest patch interiors ([Sanders et al. 2008](#), [Giffard et al. 2011](#)).

These findings may have important implications for pest insect management in forests. If we consider that i) insect damage are overall higher at forest edges, ii) the length of forest edges is increasing in response to fragmentation due to natural (e.g. gaps created by storms) or anthropogenic (e.g. construction of roads) drivers, and iii) associational resistance is greater at forest edges, the immediate consequence is to concentrate pest control efforts at the border of forest patches, notably through maintenance or improvement of tree diversity. One straightforward strategy would be to preserve or plant mixed species hedgerows as they combine several advantages. They proved to prevent insect damage ([Dulaurent et al. 2012](#)) and host more insectivorous bird species ([Castagneyrol et al. 2014b](#)), they may have an esthetic values while masking the view of pure stands or clear cuts, they are easy to manage (e.g. almost no need for thinning) and do not interfere with the management of adjacent forest stands, they can host a wide range of fauna and flora and, if sufficiently connected, may constitute green infrastructures contributing to biodiversity conservation at the landscape scale.

Acknowledgements

The research leading to these results received funding from the European Union Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) under grant agreement n°265171. The PhD of VG was funded by INRA and the Aquitaine Region. We would like to thank the technicians from INRA Toulouse for field assistance (particularly Laurent Burnel for the crown defoliation assessment) and the climbers for collecting oak leaves (Guillaume Gauthier from Libertree association and the team from INRA Avignon). We also thank Wilfried Heintz for database development and Michel Goulard for help with statistical analyses.

Supplementary material

Table S2: Mean values for crown defoliation and insect guilds assessment. Mean (with standard errors) are given for percentage of crown defoliation on 106 focal oak trees (*Quercus robur* or *Quercus petraea*), percentage of leaf area removed by chewers and skeletonisers, and number of leaves with at least one damage made by other guilds on leaves collected in the same focal oak trees.

Plot type	Edge		Interior		TOTAL
	pure	mixed	pure	mixed	
Crown defoliation (%)	22.29 ± 2.97	11.67 ± 1.52	16.85 ± 2.73	14.74 ± 1.77	15.13 ± 1.06
LAR Chewers (%)	13.66 ± 2.02	12.20 ± 1.18	14.36 ± 1.87	13.83 ± 1.30	13.35 ± 0.74
LAR Skeletonisers (%)	1.23 ± 0.12	1.20 ± 0.04	1.29 ± 0.10	1.29 ± 0.06	1.25 ± 0.03
NLD Miners	17.33 ± 2.14	23.14 ± 1.52	18.41 ± 2.03	24.69 ± 1.67	22.13 ± 0.94
NLD Tiers	1.60 ± 0.31	1.57 ± 0.26	1.06 ± 0.25	1.59 ± 0.25	1.50 ± 0.14
NLD Rollers	0.53 ± 0.17	0.40 ± 0.12	0.47 ± 0.15	0.41 ± 0.11	0.43 ± 0.06
NLD Gallers	36.20 ± 6.16	35.86 ± 3.29	26.29 ± 3.94	36.69 ± 2.99	34.68 ± 1.89
NLD Sap-feeders (<i>Trioza remota</i>)	18.73 ± 3.81	16.03 ± 1.82	13.71 ± 1.95	16.92 ± 1.63	16.37 ± 1.05

LAR = Leaf Area Removed

NLD = Number of leaves with at least one individual damage (NLD)

Table S3: Pearson correlation coefficients between percentage of crown defoliation (visually assessed) and each guild variable: mean percentage of leaf area removed by chewers and skeletonisers and mean number of leaves with at least one damage made by other guilds, on leaves collected in the same focal oak trees (*Quercus robur* or *Quercus petraea*).

Insect guilds assessed on leaves	Pearson's <i>r</i>	<i>P</i>
LAR Chewers (%)	0.39	< 0.001
LAR Skeletonisers (%)	0.14	0.150
NLD Miners	-0.07	0.455
NLD Tiers	0.22	0.026
NLD Rollers	0.11	0.257
NLD Gallers	0.19	0.044
NLD Sap-feeders (<i>Trioza remota</i>)	-0.09	0.334

LAR = Leaf Area Removed

NLD = Number of leaves with at least one individual damage (NLD)

III. Résistance par association à un insecte invasif

En observant un phénomène de résistance par association sur différentes essences de feuillus, dans des configurations paysagères distinctes et quelle que soit la position de l'hôte dans le bois, la démonstration d'un patron global de réponse des insectes à la diversité des arbres a été renforcée. Bien que les forêts européennes ne soient actuellement pas en danger vis-à-vis des attaques d'insectes, dans le contexte actuel des changements globaux, il est nécessaire d'anticiper les futurs cas d'invasions par des espèces exotiques de défoliateurs qui sont souvent difficilement contrôlables dans leur nouvel environnement. Alors, est-il envisageable de contribuer au contrôle biologique de ces espèces problématiques en diversifiant les parcelles forestières ?

Article accepté le 16 juin 2015 avec révision mineure dans PLoS ONE

Résumé en français

L'impact des insectes défoliateurs invasifs pourrait être plus faible dans les communautés végétales diversifiées, dû aux mécanismes de résistance par association. Selon l'hypothèse de concentration de la ressource, la quantité et l'accessibilité des plantes hôtes est réduite dans les communautés de plantes diversifiées, limitant ainsi l'exploitation de la ressource par les consommateurs. De plus, l'hypothèse des ennemis naturels suppose que ces assemblages plus riches fournissent aux prédateurs et parasitoïdes des ressources complémentaires et des habitats favorables à leur maintien dans le milieu, engageant un meilleur contrôle biologique des insectes défoliateurs. Nous avons testé ces deux hypothèses en comparant les dégâts foliaires causés par le cynips du châtaignier (*D. kuriphilus*), espèce invasive originaire d'Asie, sur des arbres (*C. sativa*) présents sur des parcelles forestières italiennes pures ou mélangées à d'autres essences. Nous avons estimé les taux de défoliation de 70 individus répartis sur 15 parcelles forestières établies dans la même région selon un gradient de richesse spécifique en arbre, allant de la culture pure de châtaigniers jusqu'à un mélange de cinq essences de feuillus, châtaignier compris. Les taux de défoliation étaient significativement plus faibles dans les parcelles les plus riches en essences. Les dégâts sur les houppiers des châtaigniers échantillonnés étaient atténués lorsque les arbres avoisinants étaient plus hauts et le mélange diversifié. Ces résultats suggèrent qu'une méthode de lutte biologique par conservation basée sur le mélange d'essences pourrait aider à réduire l'impact du cynips du châtaignier.

Tree diversity limits the impact of an invasive forest pest

Virginie Guyot^{1,4*}, Bastien Castagneyrol^{3,4}, Aude Vialatte^{1,2}, Marc Deconchat¹, Federico Selvi⁵, Filippo Bussotti⁵, Hervé Jactel^{3,4}

¹ INRA, DYNAFOR, UMR 1201, 31326 Castanet Tolosan, France

² Université de Toulouse, INPT-ENSAT, DYNAFOR, UMR 1201, 31326 Castanet Tolosan, France

³ University Bordeaux, BIOGECO, UMR1202, Talence, France

⁴ INRA, BIOGECO, UMR1202, Cestas, France

⁵ Università di Firenze, Dipartimento di Scienze delle Produzioni Agroalimentari e dell'Ambiente (DISPAA), Laboratori di Botanica, P.le delle Cascine 28, 50144, Florence, Italy

* E-mail: virginie.guyot@ensat.fr

Abstract

The impact of invasive herbivore species may be lower in more diverse plant communities due to mechanisms of associational resistance. According to the “resource concentration hypothesis” the amount and accessibility of host plants is reduced in diverse plant communities, thus limiting the exploitation of resources by consumers. In addition, the “natural enemy hypothesis” suggests that richer plant assemblages provide natural enemies with more complementary resources and habitats, thus promoting top down regulation of herbivores. We tested these two hypotheses by comparing crown damage by the invasive Asian chestnut gall wasp (*D. kuriphilus*) on chestnut trees (*C. sativa*) in pure and mixed stands in Italy. We estimated the defoliation on 70 chestnut trees in 15 mature stands sampled in the same region along a gradient of tree species richness ranging from one species (chestnut monocultures) to four species (mixtures of chestnut and three broadleaved species). Chestnut defoliation was significantly lower in stands with higher tree diversity. Damage on individual chestnut trees decreased with increasing height of neighboring, heterospecific trees. These results suggest that conservation biological control method based on tree species mixtures might help to reduce the impact of the Asian chestnut gall.

Introduction

Biological invasions have been responsible for more than 74% of known species extinctions (Clavero & García-Berthou 2005, Asner et al. 2008), being one of the major causes of biodiversity loss. For example, two temperate forest tree species came close to extinction in the 20th century due to exotic pathogens: the American chestnut (*Castanea dentata*) due to chestnut blight introduced from Asia, and the European elms following the introduction of elm disease from North America. Currently, the emerald ash borer (*Agrilus planipennis*), which was introduced from Asia, is threatening the survival of the *Fraxinus* genus in the US (Liebhold et al. 2013). The paradox is that biodiversity is itself considered a main driver of resistance to invasion. Since the seminal work of Elton (Elton 1958), it is commonly assumed that ecosystem invasibility, i.e. susceptibility to invasion by non-resident species (Davies et al. 2005), decreases with increasing species diversity (Kennedy et al. 2002, Tilman 2004, Richardson et al. 2007). For example, based on 120 case studies, Cardinale et al. (2012) showed that generally, resistance to plant invasion significantly increases with species richness in plant communities. However, most studies of diversity-invasibility relationships were undertaken in grasslands and dealt with plant invasions, and little is known about invasibility by insect herbivores (Wilsey & Polley 2002), even less in forest ecosystems (Rigot et al. 2014).

An increasing body of evidence supports the “associational resistance hypothesis” (Barbosa et al. 2009), which states that more diverse plant associations are less prone to insect damage (Iverson et al. 2014), including in forests (Jactel & Brockerhoff 2007, Vehviläinen et al. 2007, Castagneyrol et al. 2014a). Interestingly, the main mechanisms that have been suggested to explain resistance to invasion mirror those underlying associational resistance.

First, according to the “resource availability hypothesis”, ecosystems with higher amount of resources would be more prone to invasion by new species of consumers (Davis et al. 2000). Likewise the density of host plants (i.e. the number of individuals) or their relative frequency among neighboring non-host plants are key determinants of herbivory (Hambäck et al. 2014, Underwood et al. 2014) in particular by specialist herbivores (Castagneyrol et al. 2014a). For such herbivores, the “resource concentration hypothesis” (Root 1973) posits that species-rich plant communities make host plants harder to locate and to reach by their herbivores by diluting them among non-host plants (Tahvanainen & Root 1972, Jactel et al. 2005, Castagneyrol et al. 2014a). Because the higher the number of non-host plants mixed with host plants, the more diluted the resource, associational resistance would therefore be expected to increase with increasing plant diversity.

The second mechanism that may be responsible for the invasion success of exotic plants is known as “the enemy release hypothesis”. It states that once introduced in a new area, exotic plants may escape the top-down control by their specialist natural enemies (primary consumers) (Keane & Crawley 2002, Mitchell & Power 2003, DeWalt et al. 2004). Within the associational resistance framework, the “natural enemies hypothesis” predicts a greater top-down control of herbivores in species-rich plant communities by secondary consumers. It may counter the effects of enemy release, suggesting that richer plant assemblages offer a greater array of complementary food and habitat resources that benefit predators and parasitoids (Root 1973, Russell 1989). Because abundance and species richness of natural enemies usually increase with plant diversity (Scherber et al. 2010, Castagneyrol & Jactel 2012), richer plant

communities may be less invisable by exotic herbivores due to better biological control (Shea & Chesson 2002).

There are thus strong reasons to assume that richer plant communities should be less invisable by exotic plants or insect herbivores, not only because of the reduction of resource availability, but also because of more efficient top-down control. Conversely, the “environmental heterogeneity hypothesis” suggests that invasibility by alien plants increases with ecosystem diversity due to higher habitat or resources diversity allowing better coexistence between native and exotic species, if the latter are able to exploit local resources (Davies et al. 2005). In the same way “the associational susceptibility hypothesis” (White & Whitham 2000) has been proposed to account for higher herbivore damage in more diverse plant communities as a result of the possibility for some insects, mainly polyphagous, to shift from one host plant onto the other and hence benefit from a large array of feeding resources (Pearse & Hipp 2014).

Mechanisms underlying the relationship between plant diversity and resistance to native herbivores may then also impart resistance to non-native herbivores (Jactel et al. 2006). However, because introduced species did not evolve in interaction with local host plants and natural enemies, they may not respond in the same way to local biotic interactions driven by producer diversity (Thompson 1999). Addressing this question is important to predict the risk of the establishment and development of alien insects in relation with plant diversity in the invaded area.

In the present study, we looked for associational resistance to the Asian chestnut gall wasp, *D. kuriphilus* (Hymenoptera Cynipidae). We monitored the degree of damage caused by this invasive pest to the European chestnut tree (*C. sativa*) in pure and mixed stands. *Dryocosmus kuriphilus* is a univoltine monophagous herbivore that is a native of China and feeds on species of the *Castanea* genus. It was introduced in Japan in the 1940s (Moriya et al. 2003), and subsequently in South Korea and the United States in the 1970s. Its first occurrence in Europe was reported in 2002, in North West Italy (Quacchia et al. 2008). Since then it has spread to neighboring countries (France, Croatia, Slovenia, Switzerland, Austria, Czech Republic, Germany, Hungary and the Netherlands (EPPO 2013)). After adult emergence in early summer, female wasps lay eggs in buds. First instar larvae overwinter within buds. The following spring, when buds start to develop, growth of second instar larvae induces galls on buds, leaves and shoots (Moriya et al. 2003, EPPO 2005). Gall forming causes the reduction of leaf area, resulting in a decline of photosynthetic capacity (Maltoni et al. 2012). Severe gall infestations can then affect tree growth and even cause tree mortality (Moriya et al. 2003, EPPO 2005). Nut yield can be reduced by up to 80% (Battisiti et al. 2014). It has been also suggested that attacks by *D. kuriphilus* may enhance dieback caused by ink disease (*Phytophthora cinnamomi*) or chestnut blight fungus (*Cryphonectria parasitica*) (Quacchia et al. 2008, Prospero & Forster 2011). Classical biological control of populations of the Asian chestnut gall wasp using *Torymus sinensis*, a parasitoid species from the native range of *D. kuriphilus*, has been tried in Italy with equivocal success (Quacchia et al. 2008). But recently, observations made both in North America (Cooper & Rieske 2011) and Italy (Aebi et al. 2007, Santi & Maini 2011, Panzavolta et al. 2013, Quacchia et al. 2013) indicate that native parasitoids, in particular those of oak-galling cynipids, can shift onto the invasive chestnut gall wasp (Acs et al. 2007).

Here, we focused on the recent expansion of *D. kuriphilus* in Italian forests. By measuring chestnut tree infestation along a gradient of tree diversity from pure stands of *C. sativa* to mixtures in natural mature forests (Baeten et al. 2013, part 2, chapter II.3), we tested the following predictions:

- (1) Gall damage by *D. kuriphilus* decreases with the diversity of tree species associated with *C. sativa*;
- (2) the level of gall wasp damage is lower where chestnut trees are more diluted among non-conspecific neighbors (“the resource concentration hypothesis”);
- (3) chestnut infestation by *D. kuriphilus* is reduced in the presence of other *Fagaceae* species hosting cynipid galls and associated generalist parasitoids (“the natural enemies hypothesis”). Recently several studies revealed that reduced plant apparency was an overlooked driver of associational resistance (Castagneyrol et al. 2013, Castagneyrol et al. 2014a) as focal trees hidden amongst heterospecific trees are less likely to be found by insect herbivores. We therefore propose a fourth prediction, i.e. that
- (4) the presence of taller non-conspecific neighboring trees reduces the amount of gall wasp damage on smaller chestnut trees (“the plant apparency hypothesis”).

Materials and Methods

Site description

The present study emerged from a global survey of tree diversity effect on insect herbivory in European mature forests (FunDivEUROPE project, www.fundiveurope.eu). It was carried out in southern Tuscany (provinces of Siena, Italy) where the Asian chestnut gall wasp was established since 2008 (Maltoni et al. 2012), offering the opportunity to test the associational resistance hypothesis with an invasive forest insect.

Fifteen 30m×30m comparative plots were selected in deciduous mature forests (Alto-Merse N43°10'11.58" E11°12'7.98" and Belagaio N43°4'46.92" E11°13'30.6" forests) along a gradient of tree species diversity (see Baeten et al. 2013 for details, part 2, chapter II.3). Within the FunDivEUROPE project framework, site managers had beforehand obtained permission by private or communal owners to conduct the study on each plot. No endangered or protected species were collected or destructed during the field campaign. All plots contained *C. sativa* trees, alone (i.e. monocultures) or associated with one to four of the following broadleaved species: *Ostrya carpinifolia*, *Quercus cerris*, *Quercus ilex* and/or *Q. petraea*. Chestnut trees in our study area belong to the same local provenance. Current chestnut forest stands originate in the reverse conversion to coppice of old chestnut orchards (following chestnut blight attacks in the last century) that were originally obtained by grafting local wild chestnut trees. The location within the plot, tree species identity, stem diameter at breast height (*DBH*), crown diameter and the height of all the trees were measured in each plot. **Table 8** summarizes the characteristics of the sampled plots and trees along the gradient of tree species richness.

Table 8 : Characteristics of chestnut plots and trees sampled along the gradient of tree species richness.

Tree species richness (no. of plots)	Number of sampled <i>Castanea sativa</i> trees		Mean characteristics of sampled <i>Castanea sativa</i> trees			Number of plots with another tree species			
	Crown assessment	Leaf assessment	Height (m)	Basal area (m ²)	Crown area (m ²)	<i>Quercus cerris</i>	<i>Quercus ilex</i>	<i>Quercus petraea</i>	<i>Ostrya carpinifolia</i>
1 (2)	19	12	15.21 ±3.35	0.03 ±0.03	14.05 ± 8.74	0	0	0	0
2 (3)	14	9	14.51 ±3.14	0.03 ±0.03	16.57 ± 10.06	1	1	0	1
3 (5)	18	15	14.57 ±2.89	0.02 ±0.02	12.72 ± 7.72	3	3	3	1
4 (5)	19	15	15.92 ±3.51	0.04 ±0.05	22.13 ± 17.25	4	5	3	3

Assessment of damage caused by D. kuriphilus

From June 12 to June 27, 2012, the crowns of a total of 70 chestnut trees (hereafter referred to as focal trees) were assessed. Before the field campaign, 51 focal chestnut trees were randomly preselected from plot maps. Three focal chestnut trees were chosen in each mixed plot among the six trees with the largest *DBH* and six individual chestnut trees among the 12 largest ones in pure stands.

Our protocol for crown condition survey was derived from the ICP Forests manual (Eichhorn et al. 2010), adapted to better account for total insect damage. One of the main differences was that insect damage was assessed on the whole crown, instead of the “assessable crown” only. Damage was thus assessed separately in the parts of the crown exposed to sunlight and in the shade, as foliar loss may be also due to competition for light or natural pruning in the shaded part, given that *C. sativa* is heliophilous. We considered damage as leaf area reduction due to *D. kuriphilus* galls, hereafter termed as defoliation. To assess defoliation, a comparison was made between the focal tree and a “reference tree”, i.e. a healthy tree with full foliage, according to the ICP Forests manual. We recorded the respective proportion of the crown exposed to sunlight (P_{CL}), the proportion of dead branches in the parts of the crown exposed to sunlight (P_{DBL}), and those in the shade (P_{DBS}), and the proportion of defoliation in the living crown (i.e. the crown excluding the dead branches) in the part exposed to sunlight (P_{DL}), and in the shade (P_{DS}) respectively. The number of branches was counted in order to better estimate the proportion of dead branches in each part of the crown. The following percentage classes were used for all proportion variables: 0%, 0.5-1%, 1.5-12%, 12.5-25%, 25.5-50%, 50.5-75% and > 75%. The assessment was done from at least two sides of the crown to account for all damage. Where a different score was attributed to a focal tree from different sides, the mean of damage class median was used.

The total proportion of dead branches in the part of the crown exposed to sunlight was then calculated as:

$$T_{DBL} = P_{CL} \times P_{DBL} \quad \text{eqn 1}$$

The total percent of defoliation was estimated as:

$$T_D = P_{ACL} \times P_{DL} + (1 - P_{ACL}) \times P_{DS} \quad \text{eqn 2}$$

where P_{ACL} represents the proportion of the living crown exposed to sunlight:

$$P_{ACL} = \frac{P_{CL}(1 - P_{DBL})}{P_{CL}(1 - P_{DBL}) + (1 - P_{CL})(1 - P_{DBS})} \quad \text{eqn 3}$$

The total proportion of damaged crown was then calculated as:

$$T_{DC} = P_{DL} \times P_{CL}(1 - P_{DBL}) + P_{DS}(1 - P_{CL})(1 - P_{DBS}) + T_{DBL} \quad \text{eqn 4}$$

Figure S1 gives a schematic representation of tree crown, illustrating the different variables used to quantify Asian gall wasp damage (see Supplementary material).

In addition, herbivory by *D. kuriphilus* was assessed on leaves, to confirm that crown damage was due to cynipid galls. Two branches per sampled chestnut tree were cut by tree climbers, one at the top and the other in the middle of the crown, in the part exposed to sunlight. Nineteen trees that had been randomly preselected could not be climbed for safety reasons. The closest climbable tree was then chosen and crown damage was re-assessed on these additional trees. Thirty leaves were collected at random on each cut branch and frozen at -18°C until assessment. Attacks by *D. kuriphilus* were estimated using the percentage of leaves with at least one gall. Damage was then aggregated at the tree level by calculating the percentage of leaves impacted by at least one gall of *D. kuriphilus*.

Estimation of the abundance of native galls on oak trees present in mixed stands

As a Cynipidae, *D. kuriphilus* may share natural enemies with other native cynipid gall makers (Aebi et al. 2006, 2007, Santi & Maini 2011, Panzavolta et al. 2013, Quacchia et al. 2013). Thus, in addition to estimating the abundance of galls made by *D. kuriphilus* on chestnut trees, leaf collection was used to estimate the abundance of cynipid galls on *Quercus spp.* in mixed plots. We used the same method as for chestnuts for tree selection and leaf collection. We counted the number of leaves with at least one gall made by Cynipidae gall makers on 24 *Q. cerris* trees (1440 leaves), 27 *Q. ilex* (1640 leaves) and 17 *Q. petraea* (1060 leaves). Then we aggregated damage at the tree level by calculating the percentage of leaves with at least one gall. As we did not rear parasitoids, we were not able to directly estimate the percentage of parasitized galls. We therefore used the percentage of oak leaves with a cynipid gall as a proxy of parasitoids potential abundance in tree mixtures.

Tree diversity and apparency variables

Explanatory variables were defined at both the plot and the neighborhood levels.

At the plot level, we used the tree species richness, Shannon's index of tree diversity, and the proportion of *C. sativa*, the latter two being based on relative stem basal area. Taxonomic diversity was also used to quantify the taxonomic distance between different tree species in the plot. The index was calculated as the average length of the path (i.e. average distance) connecting two individual tree species, traced through a Linnaean classification of the full set of species in the tree sample (Clarke & Warwick 1998), using the *taxondive* function in the *vegan* package (version 2.0-10) in *R* (Oksanen et al. 2013).

For the neighborhood level, we considered neighbors all trees whose crown was within a 3m radius of that of the focal tree. Coppice clumps were considered a single tree. The list of 506 neighboring trees was extracted with ArcMap and ArcToolbox software, ArcGis for Desktop version 10 ArcInfo advanced (ESRI 2012), using tree position and crown area

projection from plot maps. Based on this list, we calculated the same explanatory variables as at the plot level. In addition, to account for structural heterogeneity due to differences in tree height among focal and neighboring trees, we calculated an index of chestnut tree apparency (ΔH) based on [Castagneyrol et al. \(2013\)](#):

$$\Delta H = (1/N) \times \sum_i (H_{focal} - H_{neighbor\ i}) \quad eqn\ 5$$

where H_{focal} and $H_{neighbor\ i}$ are the height of the focal tree and of the i^{th} neighboring tree out of N . Focal trees that were on average taller and shorter than their neighbors had positive and negative tree apparency ΔH , respectively.

Overall, 70 focal chestnut trees were included in analyses at the plot level. Only 31 of these trees were used at the neighborhood level because the other sampled chestnut trees were located at the margin of sampled plots and no information was available on their neighbors growing outside the plot.

Statistical analyses

The total percent of defoliation (T_D , referred as total defoliation) was strongly correlated to the total proportion of damaged crown (T_{DC} , referred as total damaged crown) (correlation T_D - T_{DC} : $n = 70$, Pearson's $r = 0.81$, $P < 0.001$). Because branch mortality may be due to other factors than attacks by *D. kuriphilus*, total defoliation was preferred to total damaged crown as a response variable. Total defoliation was positively and significantly correlated with the mean percentage of leaves with at least one gall ($n = 49$, Pearson's $r = 0.47$, $P < 0.001$). However the later damage measurement was only assessed on two branches per tree and thus considered less accurate than total defoliation, which was therefore used as herbivory response variable in all analyses.

Before performing any formal analyses, data structure was explored following recommendations by [Zuur et al. \(2010\)](#). Cleveland dot plots of total defoliation identified potential outliers, which were further checked by simulating 1,000 random samples from normal distribution with sample size, mean and standard deviation taken from raw data ([Zuur et al. 2010](#)). Data points falling outside the 95% confidence interval derived from these simulations were considered as true outliers, and four trees were then discarded from analyses at the plot level, and one tree at the neighborhood level. However analyses were redone after reincorporating outliers to check for consistency in pattern of responses.

Analyses at the plot and the neighborhood levels were carried out separately, but using the same modelling approach. Trees were used as statistical units. We used linear mixed effects models (*lmer* function in the *lme4* package (version 1.1-7) in *R* ([Bates et al. 2014](#))), with the plot as random factor to account for pseudo-replication of trees within plots. A *log* transformation was applied to total defoliation to satisfy the assumptions of statistical tests.

The five explanatory variables at the plot level (i.e. tree species richness, Shannon's diversity index, the proportion of *C. sativa*, the index of taxonomic diversity, and the percentage of oak leaves with galls of Cynipidae) were strongly correlated (all pairwise correlations with Pearson's $r > 0.42$), preventing the use of multiple regressions ([Graham 2003](#), [Ray-Mukherjee et al. 2014](#)). Univariate models were then preferred and compared in an information theory approach. We first built a set of five univariate models, *plus* the null model (i.e. intercept only). The set of best fitting models was selected based on Akaike's information criterion, corrected for small sample sizes ($AICc$ ([Burnham & Anderson 2002](#))) using the *selMod* function in the *pgirmess* package (version 1.5.9) in *R* ([Giraudoux 2014](#)). Among the best fitting models, the

minimum adequate model (*MAM*), i.e. most parsimonious model, was that with the lowest number of estimable parameters (*K*) within 2 *AICc* units of the model with the lowest *AICc*. Differences in *AICc* scores (Δ_i) > 2 are usually interpreted as indicating strong support for the *MAM* compared to poorer models (Burnham & Anderson 2002). Estimates of model parameters are reported for the *MAM*.

The same approach was used at the neighborhood level including the same five explanatory variables used at plot level. Because tree apparency was not correlated with tree richness or taxonomic diversity at this level (respectively Pearson's $r = -0.30$, $P = 0.09$ and Pearson's $r = -0.06$, $P = 0.72$), it was possible to add multivariate models to the analysis. We considered the null model, five univariate models with explanatory variables at plot level (see above), univariate models with explanatory variables at the neighborhood level (i.e. tree species richness, Shannon's diversity index, the proportion of *C. sativa*, taxonomic diversity and tree apparency), and four multivariate models including tree apparency ΔH , tree species richness or taxonomic diversity, and their interaction. Then we compared these 15 models using the same method as at the plot level. All statistical analyses were performed with *R* free software (R Core Team 2014).

All data used for statistical analyses are reported in **Table S4** and *R* syntax of each model is detailed in **Table S5** (see Supplementary material).

Results

Observations showed that 100% of the chestnut trees that we sampled were attacked by *D. kuriphilus*. Total defoliation caused by this invasive pest was on average $12.7 \pm 8.1\%$, ranging from 0.8% to 31.1%.

At the plot level, model comparison based on *AICc* identified tree species richness and Shannon's diversity index as the variables best fitting defoliation (**Table 9**). Gall damage was lower with higher tree species richness ($t = -3.91$, $P = 0.009$, **Figure 21**) and Shannon's diversity index ($t = -3.46$, $P = 0.026$).

Table 9 : Results of model selection for the analyses of total defoliation by *Dryocosmus kuriphilus* on chestnut trees in forests with increasing tree species diversity.

LEVEL	MODEL	<i>K</i>	<i>AICc</i>	Δ_i	w_i	Estimate	\pm SE
Plot (n= 66)	<i>Richness</i>	4	140.38	0.00	0.47	-0.26	0.07
	<i>Shannon's diversity index</i>	4	140.52	0.14	0.44	-0.59	0.17
	Null	3	144.61	4.23	0.06	2.36	0.11
	Oak galls	4	145.66	5.28	0.03	-0.30	0.16
	Taxonomic diversity	4	151.38	11.00	0.00	-0.02	0.01
	Proportion of <i>C. sativa</i>	4	152.76	12.38	0.00	0.01	0.00
Neighbors (n= 30)	<i>Tree apparency</i>	4	71.78	0.00	0.44	0.15	0.04
	<i>Shannon's diversity index</i>	4	73.52	1.74	0.18	-0.70	0.30
	Richness	4	74.39	2.61	0.12	-0.33	0.12
	Null	3	74.84	3.06	0.10	2.40	0.18
	Shannon's diversity index	4	74.96	3.18	0.09	-0.65	0.38
	Oak galls	4	77.21	5.43	0.03	-0.28	0.27
	Richness + Tree apparency	5	77.50	5.72	0.03	-0.01 0.15	0.10 0.04
	Richness	4	79.61	7.83	0.01	-0.05	0.13
	Taxonomic diversity + Tree apparency	5	82.21	10.43	0.00	0.00 0.15	0.01 0.04
	Taxonomic diversity	4	83.00	11.23	0.00	-0.02	0.02
	Proportion of <i>C. sativa</i>	4	83.39	11.61	0.00	0.01	0.00
	Taxonomic diversity	4	84.31	12.53	0.00	0.01	0.01
	Proportion of <i>C. sativa</i>	4	84.70	12.92	0.00	0.01	0.01
	Richness \times Tree apparency	6	84.85	13.07	0.00	0.02	0.04
	Taxonomic diversity \times Tree apparency	6	95.02	23.24	0.00	0.00	0.00

All models include plot identity as random factor. Univariate and multivariate models are shown, including their number of estimable parameters (*K*) and their Akaike weights (w_i). Models within 2 *AICc* units (Δ_i) of the model with the lowest *AICc* are in *italics*. Estimated parameter values and standard deviations are indicated for these models with $\Delta_i < 2$. Variables in bold are at the plot level and normal typeface variables are at the neighborhood level.

Null = Null model; *Richness* = tree species richness; *Shannon's diversity index* = Shannon index of tree diversity; *C. sativa proportion* = proportion of *Castanea sativa*; *Taxonomic diversity* = Taxonomic diversity index; *Oak galls* = Mean percentage of oak leaves with presence of Cynipid galls; *Tree apparency* = Tree apparency index.

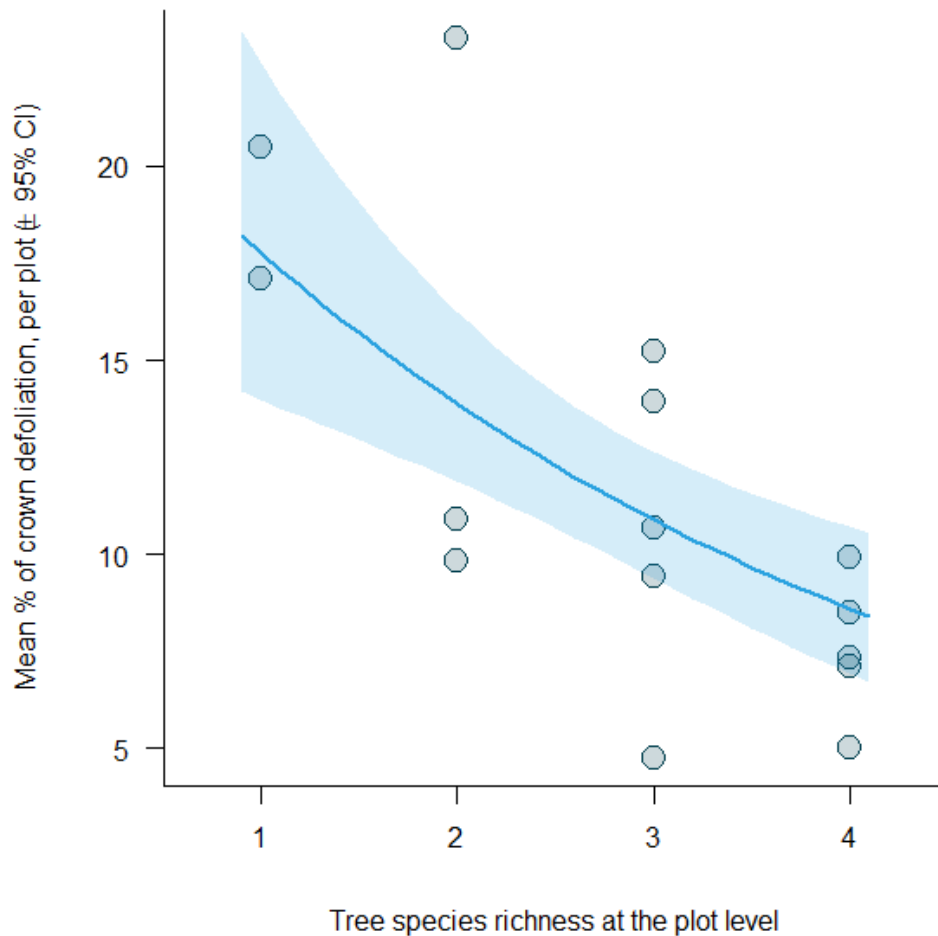


Figure 21: Relationship between total defoliation by *Dryocosmus kuriphilus* and tree species richness at the plot level. Dots represent the mean percentage of total defoliation per plot. The solid line and the shaded area represent predictions from linear mixed models and corresponding confidence interval.

At the neighborhood level, none of the multivariate models was retained as best model. Focal chestnut tree apparency at the neighborhood level and Shannon's diversity index at the plot level were identified as best predictors of total defoliation (). Damage by *D. kuriphilus* was significantly higher on trees with higher apparency: chestnut trees that were taller than their neighbors were subject to twice as much damage as shorter trees on average ($t = 3.95$, $P < 0.001$, **Figure 22**). Total defoliation was lower with higher Shannon's diversity index at the plot level, but with a marginal trend toward significance ($t = -2.36$, $P = 0.062$). While tree apparency and Shannon's diversity index at plot level were correlated (Pearson's $r = -0.52$, $P = 0.002$), they may have had complementary effects on total defoliation caused by *D. kuriphilus*. To test their individual and shared contribution to gall damage, the two variables were included in the same model, fitting tree apparency before, and then after Shannon's diversity index. Applying sequential decomposition of variance allowed us to test the significance of a second predictor, once the variance explained by the first one was accounted for (Ray-Mukherjee et al. 2014). Tree apparency had a significant effect whether it was fitted before ($n = 30$, model parameter estimate (\pm SE) = 0.12 ± 0.04 , $P < 0.001$) or after ($n = 30$, 0.12 ± 0.04 , $P = 0.005$) the Shannon's

diversity index. This indicates that, despite the correlation between the two predictors, tree apparency did make an individual contribution to variance in crown damage. By contrast, Shannon's diversity index had no significant effect when fitted after tree apparency. The observed effect of tree diversity was therefore mainly due to its correlation with tree apparency.

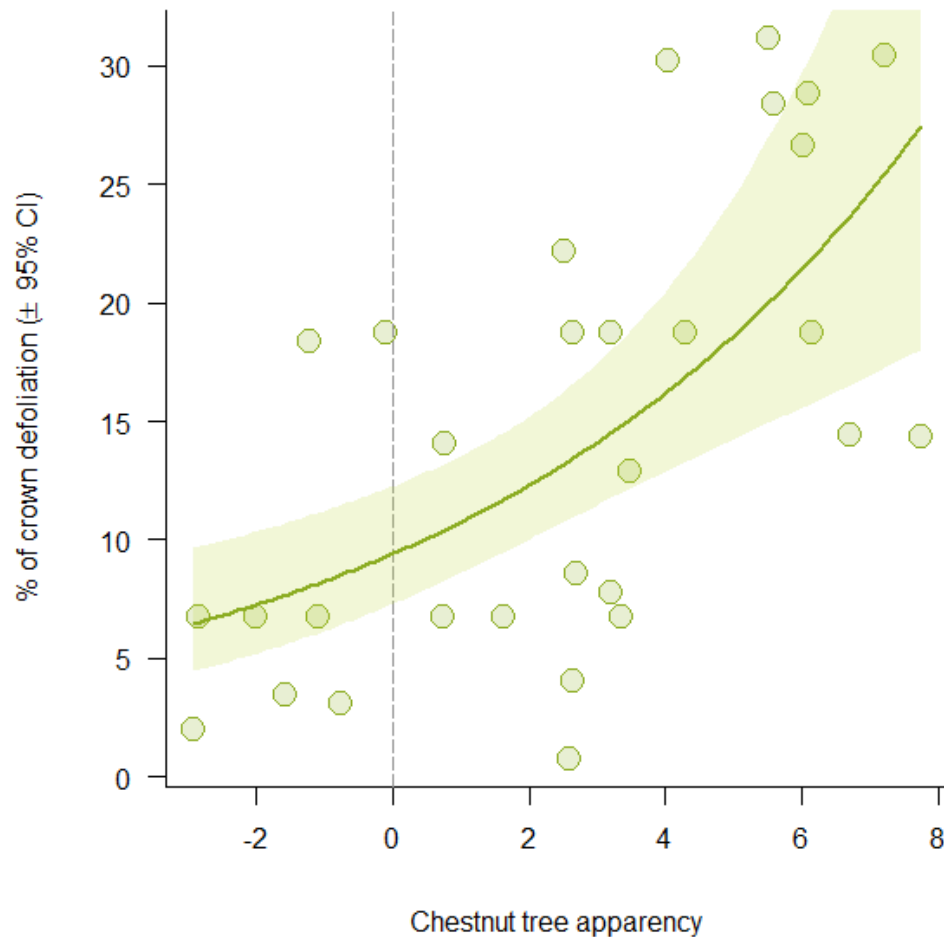


Figure 22: Relationship between total defoliation by *Dryocosmus kuriphilus* and chestnut tree apparency at the neighborhood level. Dots represent the percentage of total tree defoliation. The solid line and shaded area represent predictions by linear mixed models and corresponding confidence intervals. Dots on the left hand side and right hand side represent chestnut trees that were on average shorter and taller than their neighbors, respectively.

Observed patterns were robust to the inclusion of outliers as the effects of tree species richness, Shannon's diversity index and tree apparency were qualitatively the same if outliers were retained in analyses (see **Table S6** in Supplementary material). For analyses at the plot level, tree species richness and Shannon diversity index were still retained in the best models and estimates had exactly the same values (**Figure S2** in Supplementary material). Model rank order was slightly different for analyses at the neighborhood level. Model selection still identified Shannon's diversity index at the plot level as an important predictor of total defoliation, but univariate model with tree apparency as the sole predictor had a $\Delta_i > 2$. However this discrepancy was due to only one outlier, i.e. one individual tree in a pure chestnut stand

which was obviously out of the range of variation in gall damage (**Figure S3** in Supplementary material).

Although several explanatory variables were not retained by model comparisons, total defoliation was correlated to some of them. At the plot level, total defoliation was lower with higher percent of oak leaves with Cynipidae galls ($n = 66$, Pearson's $r = -0.32$, $P = 0.009$), with greater taxonomic diversity ($n = 66$, Pearson's $r = -0.38$, $P = 0.002$) and with higher proportion of *C. sativa* ($n = 66$, Pearson's $r = 0.40$, $P = 0.001$). At the neighborhood level, total defoliation was lower with higher Shannon's diversity index ($n = 30$, Pearson's $r = -0.45$, $P = 0.012$), and lower proportion of *C. sativa* ($n = 30$, Pearson's $r = 0.44$, $P = 0.015$). All these results consistently suggested that chestnut trees experienced more damage by *D. kuriphilus* where grown as pure stands than mixed with other tree species.

Discussion

Damage caused to chestnut trees by *D. kuriphilus* was lower with higher tree species richness or diversity in forest stands. These results demonstrate that tree diversity may contribute to reduce forest invasibility by alien pests, thus confirming associational resistance to the invasive gall wasp. Similar associational resistance to an invasive forest insect was reported for the pine bast scale *Matsucoccus feytaudi* at the landscape scale, with a reduction of the spread rate (Rigot et al. 2014) or in stands with only two different tree species (Jactel et al. 2006). Both invasive forest insects are monophagous, feeding only on tree species in a single genus (*Castanea* and *Pinus* respectively), which is consistent with many studies showing that associational resistance is more likely to occur with specialist herbivores than with generalists (Jactel & Brockerhoff 2007, Castagneyrol et al. 2013, Castagneyrol et al. 2014a).

The “host concentration hypothesis” has been proposed to account for associational resistance to insect herbivores. We tested this hypothesis with *D. kuriphilus* by using the proportion of host trees (*C. sativa*) in sampled stands as a predictive variable of gall damage. However this explanatory variable was never retained among the best models, whatever the spatial level (plot or neighborhood), suggesting that the dilution of chestnut trees amongst heterospecific trees in mixed forests was not the main driver of associational resistance to this invasive species.

Another mechanism of associational resistance recently gained more attention, the so-called “plant apparency hypothesis” (Castagneyrol et al. 2013). Host apparency has been defined as the probability of a plant being found by herbivores (Feeny 1970, Endara & Coley 2011). In mixed forests, the presence of non-host trees can reduce host tree apparency by interfering with the cues that insects use to identify and locate their host. For example, it has been shown that host trees can be hidden by taller heterospecific neighbors, thus decreasing the probability of being visually located by forest insects (Floater & Zalucki 2000, Dulaurent et al. 2012, Castagneyrol et al. 2013). Overall, in our study, chestnut trees that were smaller than their neighbors were less damaged by the invasive gall wasp. However further surveys are needed to confirm that the ability of *D. kuriphilus* to locate a host is driven by visual cues. In many phytophagous insects, host recognition is mediated by olfactory cues (Wood 1982, Zhang et al. 1999, Tasin et al. 2006) and a mix of host and non-host plant odors may disturb olfactory-guided host choice by specialist herbivores (Borden et al. 1997, Byers et al. 1998, Huber &

Borden 2001), as suggested by the “semiochemical diversity hypothesis” (Zhang & Schlyter 2004, Jactel et al. 2011). Because volatile organic compounds released by host trees and recognized by insect herbivores are likely to diffuse over long distance, disruption of chemical cues by non-host trees could operate at a larger scale than that of visual cues. It is striking that *D. kuriphilus* can disperse over long distance and is still capable of finding isolated patches of chestnut trees in invaded landscapes. This could in part explain why the best explanatory model of gall wasp damage at the neighborhood level retained Shannon’s diversity index calculated at the plot level. It is also interesting to note that both tree apparency at the neighborhood level and tree diversity at the plot level significantly reduced the amount of gall damage, suggesting that two complementary associational resistance processes may operate at two nested spatial levels. As demonstrated for other insect herbivores (Aluja & Prokopy 1993), *D. kuriphilus* might use olfactory information to identify suitable habitats (i.e. the presence of *Castanea* trees) while using visual cues to locate and colonize a suitable individual host tree.

The enemy release hypothesis (Colautti et al. 2004) predicts that exotic species are successful invaders in the new range because specialist natural enemies were left behind in their native range (Maron & Vilá 2001). However the lack of native enemies might be compensated for by the presence of generalist enemies able to shift onto the new host in the area of introduction (Cooper & Rieske 2007, 2011). Yet several authors reported that predators and parasitoids are more abundant and more diverse in species rich plant communities (Andow 1991, Scherber et al. 2010, Castagneyrol & Jactel 2012), thus increasing the chance that these communities contain species able to prey on new alien hosts. This was the case with the maritime pine bast scale *M. feytaudi* in its invaded range (Corsica). There, a native predatory bug, *Elatophilus nigricornis*, which was only present in mixed stands of maritime pine and black pine, was able to shift onto the invasive pest and control its populations (Jactel et al. 2006). Here, we investigated a similar process by estimating the abundance of cynipid galls on oak trees mixed with chestnut trees. Several studies have already shown that parasitoids native to Italy and emerging from galls on oaks were able to parasitize *D. kuriphilus* (Aebi et al. 2006, 2007, Panzavolta et al. 2013, Quacchia et al. 2013). In our study, gall damage by *D. kuriphilus* was negatively correlated with gall abundance on *Quercus* trees suggesting a potential involvement of native parasitoids emerging from oak galls in chestnut gall wasp control. Currently, the parasitoid *T. sinensis*, originating from Japan, is used as classical biological control agent against *D. kuriphilus* in Europe. But risks associated with the use of this exotic parasitoid need further investigations to limit negative effects on environment such as hybridization with native parasitoids or spillover onto native gall insects (Gibbs et al. 2011). Promoting native parasitoids through the mixture of chestnuts and oaks (i.e. conservation biological control) could be then a better way to prevent damage caused by the Asian chestnut gall wasp. However, in our study, the abundance of Cynipidae galls on oaks was not retained by model selection suggesting that either natural enemies were not effective biological control agents or that the measure used as a proxy (percentage of oak leaves with galls) misestimated their abundance. There is therefore a need for better sampling both chestnut and oak cynipid galls in order to more accurately estimate their level of parasitism and also identify the parasitoids species really involved in horizontal transfers in mixed stands.

The magnitude of associational resistance to specialist herbivores has been shown to increase with dissimilarity among host and non-host trees, for which phylogenetic distance is commonly used as a proxy (Castagneyrol et al. 2014a, Schuldt et al. 2014). In our study, accounting for the identity of tree species associated with chestnut in mixed forests did not

provide much additional explanation for the degree of damage caused by the gall wasp, since taxonomic diversity was not retained in model selection. However, the taxonomic diversity index was calculated with only broadleaved species and the three *Quercus* species were at the same taxonomic distance from *C. sativa* or *O. carpinifolia*. The variation in taxonomic diversity was therefore probably too low to allow the detection of a phylogenetic signal in the diversity-invasibility relationship. It would be more interesting to test this effect after incorporating mixtures of chestnut and conifers (such as *P. pinaster*, present in Tuscany) or other broadleaved species more phylogenetically distant from *C. sativa* in the tree diversity gradient.

Recently [Liebhold et al. \(2013\)](#) demonstrated that the rate of establishment of invasive pest insects in the US was positively correlated with tree species richness, explaining that it increased the probability of finding a suitable host species. This does not contradict our finding concerning the lower invasibility of mixed forests. It is simply a further example of the “invasion paradox” ([Fridley et al. 2007](#)), which accounts for both negative and positive relationships between native biodiversity and invasions of exotic species. The resolution of this paradox depends on taking the spatial scale into account, as positive associations between native and exotic species richness are observed at large spatial scales (i.e. landscape to continent), and negative associations at fine scales (community scale). We therefore suggest that (i) the successful establishment of an invasive forest pest in a new country may increase with higher γ diversity ([Whittaker et al. 2001](#)) of trees, as it would increase the probability of finding a suitable new host species, whereas (ii) the rate of development and spread of invasive pest populations may be reduced by a higher α diversity ([Whittaker et al. 2001](#)) of trees, due to complementary associational resistance mechanisms such as lower host tree availability, accessibility, and higher top-down control by native natural enemies.

Conclusions

By linking biodiversity and ecosystem functioning concepts with the invasion biology framework, we demonstrated that, at the stand level, tree diversity has the potential to reduce the impact of invasive forest pests. Our results also suggest that more than species richness *per se*, the compositional and structural characteristics of mixed forests are critical to the provision of invasive pest regulation. However, further research is needed to disentangle the ecological mechanisms underlying the diversity-invasibility relationship, e.g. host accessibility or quality vs top-down regulation by natural enemies.

Acknowledgements

We thank the FunDivEUROPE project, Martina Pollastrini, technicians, and climbers for field help and coordination in Italy. We also thank Sylvie Ladet for data extraction on SIG, Wilfried Heintz for personal database development, and the reviewers for their helpful comments and suggestions.

Supplementary material

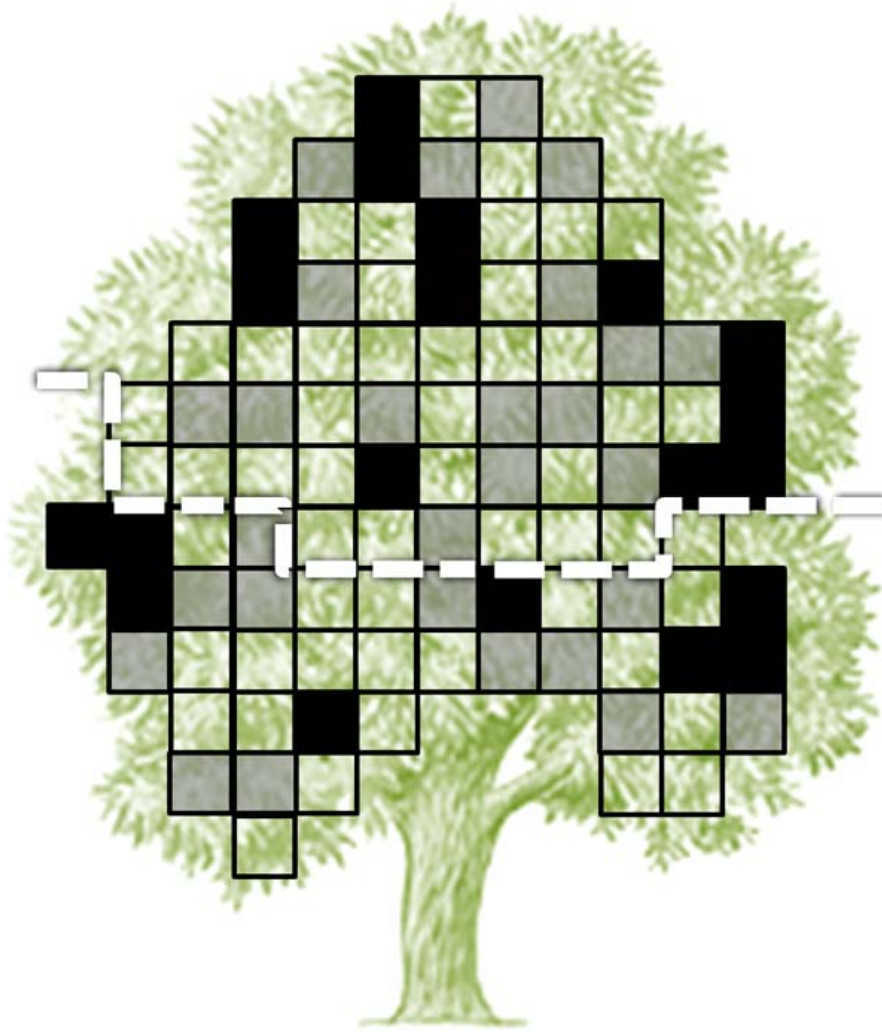


Figure S1 : Schematic representation of a *Castanea sativa* crown damaged by *Dryocosmus kuriphilus* galls. The crown size is arbitrary set equal to 100 cells. Each crown part (in sunlight and in shade, distinguished by the white line) contains dead branches (black cells), defoliated areas (grey cells) and areas with intact leaves (empty cells).

Damage assessment did not include dead branches in the shady part of tree crown. Total percent of defoliation (here, $T_D = 28/80 = 0.35$) and total proportion of damaged crown ($T_{DC} = 40/100 = 0.40$) were calculated based on the following variables:

T_{DBL} : total proportion of dead branches in the part of the crown exposed to sunlight

P_{CL} : proportion of the crown part exposed to sunlight ($= 60/100$, i.e. all cells above the white line)

P_{DBL} : proportion of dead branches in the crown part exposed to sunlight ($= 12/60$, i.e. all dark cells above the white line)

P_{DBS} : proportion of dead branches in the crown part in shade ($= 8/40$, i.e. all dark cells below the white line)

P_{ACL} : proportion of the living crown exposed to sunlight ($= 48/80$, i.e. all empty and grey cells above the white line)

P_{DL} : proportion of defoliation in the crown part exposed to sunlight ($= 16/48$, i.e. all grey squares above the white line)

P_{DS} : proportion of defoliation in crown part in shade ($= 12/32$, i.e. all grey squares below the white line)

And equations are:

$$T_{DBL} = P_{CL} \times P_{DBL} = \frac{60}{100} \times \frac{12}{60} = \frac{12}{100} = 0.12 \quad \text{eqn 1}$$

$$T_D = P_{ACL} \times P_{DL} + (1 - P_{ACL}) \times P_{DS} = \frac{48}{80} \times \frac{16}{48} + \left(1 - \frac{48}{80}\right) \times \frac{12}{32} = \frac{28}{80} = 0.35 \quad \text{eqn 2}$$

$$P_{ACL} = \frac{P_{CL} (1 - P_{DBL})}{P_{CL} (1 - P_{DBL}) + (1 - P_{CL}) (1 - P_{DBS})} = \frac{\frac{60}{100} \left(1 - \frac{12}{60}\right)}{\frac{60}{100} \left(1 - \frac{12}{60}\right) + \left(1 - \frac{60}{100}\right) \left(1 - \frac{8}{40}\right)} = \frac{48}{80} = 0.60 \quad \text{eqn 3}$$

$$\begin{aligned} T_{DC} &= P_{DL} \times P_{CL} (1 - P_{DBL}) + P_{DS} (1 - P_{CL}) (1 - P_{DBS}) + T_{DBL} \\ &= \frac{16}{48} \times \frac{60}{100} \left(1 - \frac{12}{60}\right) + \frac{12}{32} \left(1 - \frac{60}{100}\right) \left(1 - \frac{8}{40}\right) + \frac{12}{100} = \frac{40}{100} = 0.40 \quad \text{eqn 4} \end{aligned}$$

Table S4 : Damage caused by *Dryocosmus kuriphilus* assessed on 70 *Castanea sativa* and explanatory variables calculated at plot and neighborhood levels.

T_D = Total percent of defoliation

T_{DC} = Total proportion of damaged crown

T_{DBL} = Total proportion of dead branches in the part of the crown exposed to sunlight

D. kuriphilus and oak galls are percents of assessed leaves with at least one gall

Shannon diversity and proportion of *C. sativa* are based on relative stem basal area

Taxonomic diversity was calculated using the *taxondive* function in the *vegan* package in *R* ([Oksanen et al. 2013](#))

Tree apparency was based on [Castagneyrol et al. \(2013\)](#)

Ids		Damage assessed on <i>Castanea sativa</i>					Explanatory variables at plot level					Explanatory variables at neighborhood level				
Tree	Plot	<i>TD</i>	<i>TDC</i>	<i>TDBL</i>	<i>Dryocosmus kuriphilus</i> galls	Tree species richness	Proportion of <i>C. sativa</i>	Shannon's diversity	Taxonomic diversity	Oak galls	Tree species richness	Proportion of <i>C. sativa</i>	Shannon's diversity	Taxonomic diversity	Tree apparency	
1	1	6.8	29.8	25.0	25.0	1	100.0	0.0	0.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	NA	
2	1	47.9	65.3	43.8	NA	1	100.0	0.0	0.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	NA	
3	1	28.4	59.2	43.8	NA	1	100.0	0.0	0.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	5.6	
4	1	30.4	55.7	37.5	56.7	1	100.0	0.0	0.0	0.0	2	93.8	0.2	17.8	7.2	
5	1	28.8	42.7	22.5	65.0	1	100.0	0.0	0.0	0.0	2	91.4	0.3	32.3	6.1	
6	1	14.3	20.2	7.5	48.3	1	100.0	0.0	0.0	0.0	2	90.3	0.3	35.4	7.7	
7	1	18.8	47.8	37.5	NA	1	100.0	0.0	0.0	0.0	2	86.0	0.4	36.5	3.2	
8	1	18.8	23.8	7.5	NA	1	100.0	0.0	0.0	0.0	2	93.6	0.2	30.6	4.3	
9	1	17.7	27.0	12.5	NA	1	100.0	0.0	0.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	NA	
10	2	16.3	12.6	0.5	NA	1	99.5	0.0	1.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	NA	
11	2	14.4	9.3	0.3	NA	1	99.5	0.0	1.0	0.0	2	99.2	0.0	8.4	6.7	
12	2	26.6	25.0	0.5	55.0	1	99.5	0.0	1.0	0.0	2	99.2	0.0	10.7	6.0	
13	2	18.8	16.5	0.2	41.8	1	99.5	0.0	1.0	0.0	2	98.2	0.1	21.1	6.1	
14	2	0.8	0.6	0.1	25.0	1	99.5	0.0	1.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	2.6	
15	2	31.1	34.2	11.3	25.0	1	99.5	0.0	1.0	0.0	2	99.1	0.1	10.0	5.5	
16	2	6.8	8.3	2.0	39.0	1	99.5	0.0	1.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	-1.1	
17	2	18.8	13.2	0.2	NA	1	99.5	0.0	1.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	-0.1	
18	2	18.8	18.4	0.4	43.3	1	99.5	0.0	1.0	0.0	1	100.0	0.0	0.0	2.6	
19	2	18.8	13.2	0.2	NA	1	99.5	0.0	1.0	0.0	3	96.8	0.2	14.6	NA	
20	3	18.8	18.2	0.3	NA	2	32.1	0.8	19.6	1.7	3	32.2	0.7	31.5	NA	
21	3	14.1	12.1	2.0	NA	2	32.1	0.8	19.6	1.7	2	34.2	0.6	11.8	0.8	
22	3	6.0	5.1	0.1	25.0	2	32.1	0.8	19.6	1.7	2	21.9	0.5	22.2	NA	
23	3	2.0	2.0	0.2	42.4	2	32.1	0.8	19.6	1.7	2	66.1	0.6	8.6	-2.9	
24	3	8.2	6.9	0.1	37.3	2	32.1	0.8	19.6	1.7	NA	NA	NA	NA	NA	
25	4	20.1	33.2	18.8	43.3	2	55.4	0.7	16.5	0.0	2	98.1	0.1	11.1	NA	
26	4	8.1	13.3	6.3	NA	2	55.4	0.7	16.5	0.0	2	52.7	0.7	12.9	NA	
27	4	8.7	14.2	7.5	36.7	2	55.4	0.7	16.5	0.0	2	43.4	0.7	12.7	NA	
28	4	36.7	38.4	6.3	NA	2	55.4	0.7	16.5	0.0	2	48.6	0.7	10.9	NA	
29	4	6.8	6.6	0.2	25.0	2	55.4	0.7	16.5	0.0	NA	NA	NA	NA	NA	
30	5	17.5	6.4	1.4	51.7	2	30.0	0.9	30.5	0.0	3	90.9	0.4	46.9	NA	
31	5	30.2	23.7	2.0	43.3	2	30.0	0.9	30.5	0.0	4	73.0	0.8	40.8	4.0	
32	5	22.2	19.3	2.7	53.3	2	30.0	0.9	30.5	0.0	4	38.0	0.9	32.1	2.5	
33	5	40.5	24.8	3.4	NA	2	30.0	0.9	30.5	0.0	5	60.0	1.1	45.2	-2.9	

Ids		Damage assessed on <i>Castanea sativa</i>					Explanatory variables at plot level					Explanatory variables at neighborhood level				
Tree	Plot	<i>TD</i>	<i>TDC</i>	<i>TDBL</i>	<i>Dryocosmus kuriphilus</i> galls	Tree species richness	Proportion of <i>C. sativa</i>	Shannon's diversity	Taxonomic diversity	Oak galls	Tree species richness	Proportion of <i>C. sativa</i>	Shannon's diversity	Taxonomic diversity	Tree apparency	
34	6	11.0	13.1	5.6	66.7	3	20.6	1.0	23.8	0.0	3	15.1	1.0	25.9	NA	
35	6	8.9	11.8	3.8	NA	3	20.6	1.0	23.8	0.0	3	15.1	1.0	25.9	NA	
36	6	28.1	29.6	3.4	58.3	3	20.6	1.0	23.8	0.0	5	62.2	0.9	41.0	NA	
37	6	12.9	15.6	7.5	53.3	3	20.6	1.0	23.8	0.0	4	39.6	0.8	44.6	3.5	
38	7	18.8	17.7	0.1	25.0	3	46.2	1.1	16.7	1.1	4	23.1	1.2	50.8	NA	
39	7	10.7	11.1	2.0	45.0	3	46.2	1.1	16.7	1.1	2	67.2	0.6	8.6	NA	
40	7	2.6	2.7	0.2	33.3	3	46.2	1.1	16.7	1.1	1	100.0	0.0	0.0	NA	
41	8	3.5	3.5	0.4	26.7	3	19.6	0.9	12.1	0.0	3	28.0	0.9	9.7	-1.6	
42	8	4.1	3.9	0.3	38.3	3	19.6	0.9	12.1	0.0	2	88.3	0.4	16.0	2.6	
43	8	6.8	6.1	0.2	38.3	3	19.6	0.9	12.1	0.0	3	49.3	1.0	26.3	0.7	
44	9	6.8	9.1	3.8	NA	3	24.2	1.1	22.8	0.6	3	24.7	1.0	23.0	1.6	
45	9	6.8	5.5	0.0	53.3	3	24.2	1.1	22.8	0.6	3	26.4	1.1	22.0	-2.8	
46	9	17.6	16.1	1.9	56.7	3	24.2	1.1	22.8	0.6	2	56.7	0.7	15.5	NA	
47	9	6.8	9.1	3.8	46.7	3	24.2	1.1	22.8	0.6	NA	NA	NA	NA	NA	
48	10	6.8	16.4	12.5	NA	3	14.6	0.9	18.0	1.4	4	16.7	1.0	40.6	-2.0	
49	10	18.4	31.7	17.5	28.3	3	14.6	0.9	18.0	1.4	3	28.3	0.8	45.8	-1.2	
50	10	12.0	13.0	2.7	36.7	3	14.6	0.9	18.0	1.4	3	45.8	0.9	48.6	NA	
51	10	18.8	18.6	3.8	26.7	3	14.6	0.9	18.0	1.4	NA	NA	NA	NA	NA	
52	11	8.5	5.7	0.1	26.7	4	50.6	1.2	32.1	0.0	5	81.9	0.6	33.6	2.7	
53	11	6.8	6.9	3.8	23.3	4	50.6	1.2	32.1	0.0	3	51.8	0.8	36.6	NA	
54	11	6.8	8.2	3.8	18.3	4	50.6	1.2	32.1	0.0	3	90.8	0.4	28.3	NA	
55	12	6.8	10.0	4.1	33.3	4	37.2	1.3	27.8	0.6	4	94.5	0.3	55.0	NA	
56	12	22.6	14.3	2.0	63.3	4	37.2	1.3	27.8	0.6	4	95.1	0.3	53.8	NA	
57	12	6.8	7.6	1.4	NA	4	37.2	1.3	27.8	0.6	4	82.3	0.6	51.6	NA	
58	12	6.8	9.8	3.8	NA	4	37.2	1.3	27.8	0.6	5	39.8	1.4	37.6	NA	
59	12	6.8	7.9	5.6	21.7	4	37.2	1.3	27.8	0.6	6	70.5	0.9	51.9	NA	
60	13	0.8	12.9	12.5	0.0	4	12.7	1.2	24.9	1.3	2	21.2	0.5	20.7	NA	
61	13	7.8	9.4	1.9	40.0	4	12.7	1.2	24.9	1.3	4	21.5	1.0	43.3	3.2	
62	13	6.5	11.9	6.3	40.0	4	12.7	1.2	24.9	1.3	6	27.7	1.4	47.1	NA	
63	14	6.8	6.9	2.0	55.0	4	46.8	1.3	32.6	1.4	2	66.9	0.6	23.7	3.4	
64	14	6.8	4.9	0.2	43.3	4	46.8	1.3	32.6	1.4	3	77.3	0.7	9.9	NA	
65	14	6.8	6.2	0.5	43.3	4	46.8	1.3	32.6	1.4	2	79.8	0.5	6.5	NA	
66	14	14.6	12.7	0.0	NA	4	46.8	1.3	32.6	1.4	3	67.5	0.9	25.8	NA	
67	14	0.8	0.7	0.0	NA	4	46.8	1.3	32.6	1.4	4	63.9	1.0	35.1	NA	
68	15	37.5	36.1	3.4	48.3	4	40.3	1.3	24.7	0.0	4	24.6	1.2	46.9	NA	
69	15	14.0	13.9	0.0	50.0	4	40.3	1.3	24.7	0.0	5	34.5	0.9	51.0	NA	
70	15	3.1	2.8	1.4	31.7	4	40.3	1.3	24.7	0.0	6	36.7	1.5	44.9	-0.8	

Table S5 : R syntax for each mixed model used in the model comparison method based on Akaike's information criterion (Burnham & Anderson 2002).

Level	Response variables	Fixed factors	Random factor
Plot (n= 70)	CROWN.PLOT ~	RICHNESS.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.PLOT ~	SHANNON.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.PLOT ~	DIST.TAXO.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.PLOT ~	PROP.FOCAL.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.PLOT ~	PC.CYNIPS	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.PLOT ~	1	+ (1 ID.PLOT)
Neighbors (n= 31)	CROWN.NEIGHB ~	RICHNESS.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	SHANNON.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	DIST.TAXO.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	PROP.FOCAL.PLOT	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	PC.CYNIPS	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	RICHNESS.NEIGHB * APPARENCY	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	RICHNESS.NEIGHB + APPARENCY	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	RICHNESS.NEIGHB	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	APPARENCY	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	SHANNON.NEIGHB	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	DIST.TAXO.NEIGHB * APPARENCY	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	DIST.TAXO.NEIGHB + APPARENCY	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	DIST.TAXO.NEIGHB	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	PROP.FOCAL.NEIGHB	+ (1 ID.PLOT)
	CROWN.NEIGHB ~	1	+ (1 ID.PLOT)

CROWN = total percent of defoliation (T_D) assessed on crown; *RICHNESS* = tree species richness; *SHANNON* = Shannon index of tree diversity; *PROP.FOCAL* = proportion of *Castanea sativa*; *DIST.TAXO* = Taxonomic diversity index; *PC.CYNIPS* = Mean percentage of oak leaves with presence of cynipid galls; *APPARENCY* = Tree apparency index. Variables with identical names calculated at the plot or neighborhood levels were distinguished by *PLOT* or *NEIGHB* labels. *ID.PLOT* = plot identity.

Table S6 : Results of model selection for the analyses of total defoliation by *Dryocosmus kuriphilus* on chestnut trees in forests with increasing tree species diversity using complete data set (i.e. with outliers).

LEVEL	MODEL	<i>K</i>	AICc	Δ_i	w_i	Estimate	\pm SE
Plot (n= 70)	<i>Richness</i>	4	157.93	0.00	0.42	-0.27	0.08
	<i>Shannon's diversity index</i>	4	158.32	0.39	0.34	-0.59	0.22
	Oak galls	4	160.25	2.32	0.13		
	Null	3	160.75	2.82	0.10		
	Taxonomic diversity	4	168.22	10.30	0.00		
	Proportion of <i>C. sativa</i>	4	169.05	11.12	0.00		
Neighbors (n= 31)	<i>Shannon's diversity index</i>	4	77.03	0.00	0.28	-0.69	0.36
	<i>Richness</i>	4	77.51	0.48	0.22	-0.33	0.14
	Null	3	77.58	0.54	0.21	2.42	0.19
	<i>Shannon's diversity index</i>	4	78.72	1.68	0.12	-0.50	0.42
	Oak galls	4	79.77	2.74	0.07		
	Tree apparency	4	79.89	2.87	0.02		
	Richness	4	82.41	5.38	0.01		
	Richness + Tree apparency	5	84.99	7.96	0.00		
	Taxonomic diversity	4	86.09	9.06	0.00		
	Taxonomic diversity	4	86.63	9.60	0.00		
	Proportion of <i>C. sativa</i>	4	86.88	9.85	0.00		
	Proportion of <i>C. sativa</i>	4	87.63	10.60	0.00		
	Taxonomic diversity + Tree apparency	5	89.34	12.31	0.00		
	Richness \times Tree apparency	6	91.99	14.96	0.00		
	Taxonomic diversity \times Tree apparency	6	100.24	23.21	0.00		

All models include plot identity as random factor. Univariate and multivariate models are shown, including their number of estimable parameters (*K*) and their Akaike's weights (w_i). Models within 2 AICc units (Δ_i) of the model with the lowest AICc are in *italics*. Estimated parameter values and standard deviations are indicated for these models with $\Delta_i < 2$. Variables in bold are at the plot level and normal typeface variables are at the neighborhood level.

Null = Null model; *Richness* = tree species richness; *Shannon's diversity index* = Shannon index of tree diversity; *C. sativa proportion* = proportion of *Castanea sativa*; *Taxonomic diversity* = Taxonomic diversity index; *Oak galls* = Mean percentage of oak leaves with presence of Cynipid galls; *Tree apparency* = Tree apparency index.

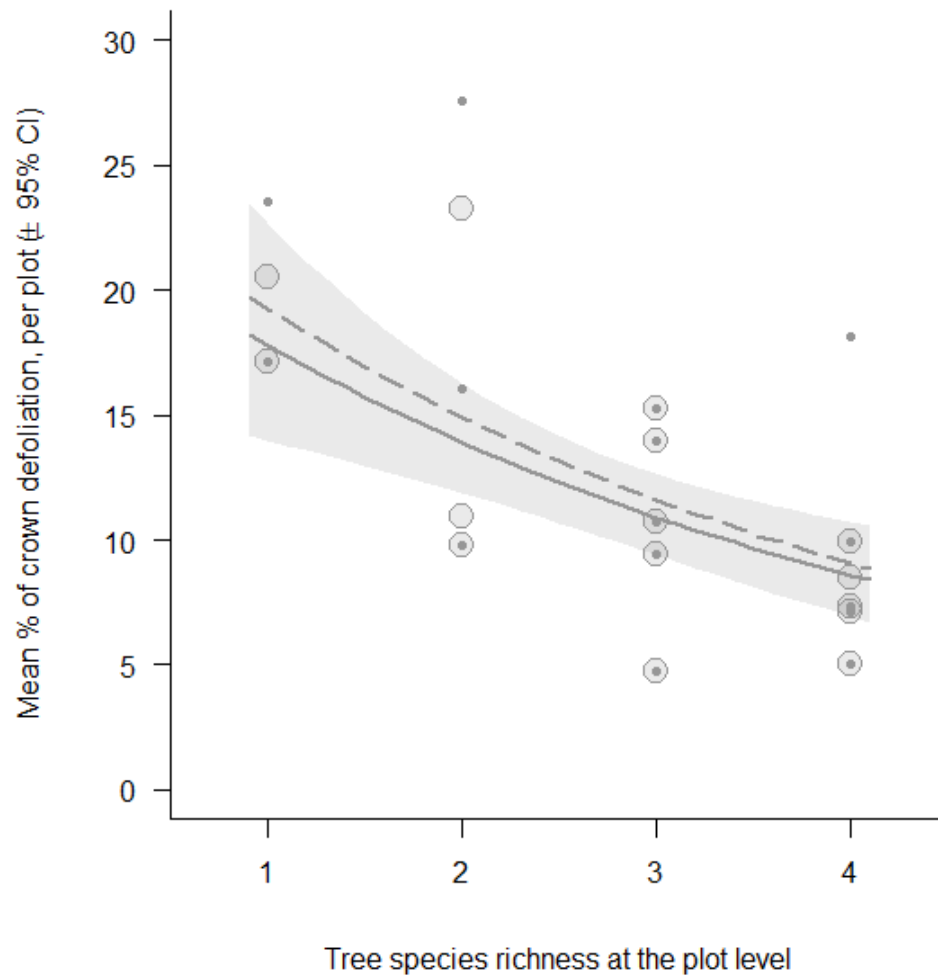


Figure S2: Relationship between total defoliation by *Dryocosmus kuriphilus* and tree species richness at the plot level using complete data set (i.e. with outliers). Dots represent the mean percentage of total defoliation per plot. The solid line and the shaded area represent predictions from linear mixed models and corresponding confidence interval.

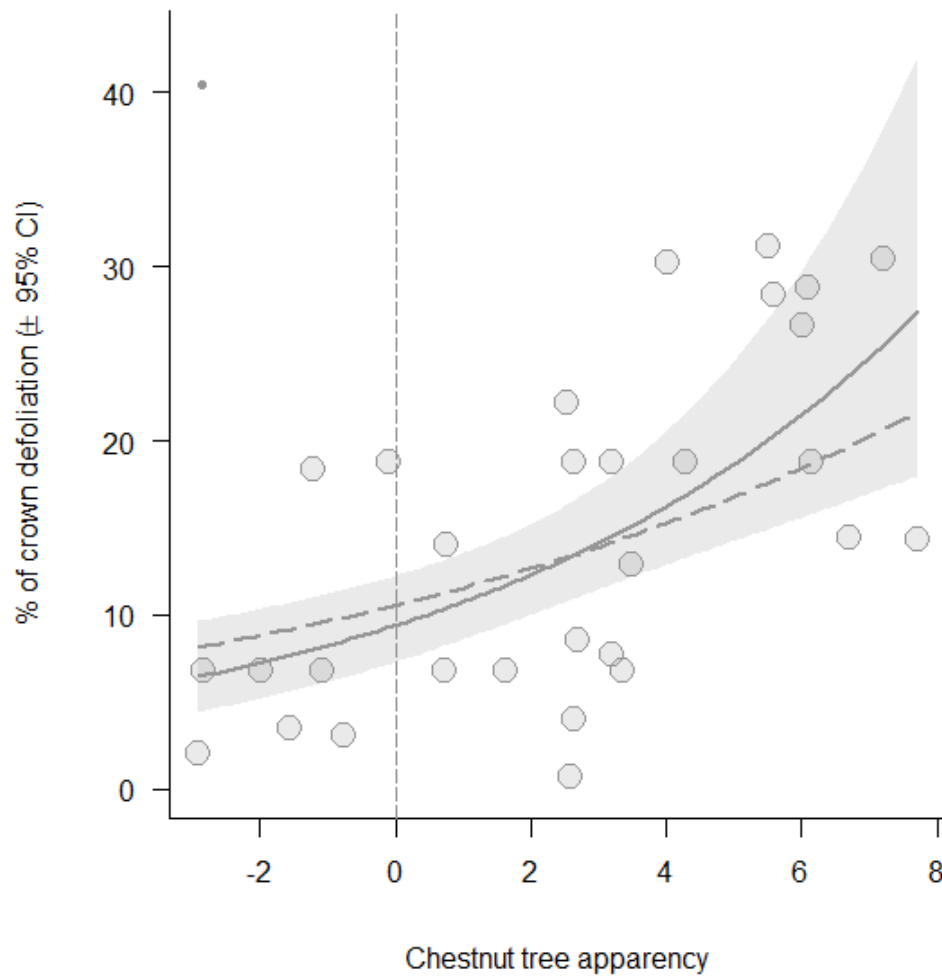


Figure S3: Relationship between total defoliation by *Dryocosmus kuriphilus* and chestnut tree apparency at the neighborhood level using complete data set (i.e. with outliers). Dots represent the percentage of total tree defoliation. The solid line and shaded area represent predictions by linear mixed models and corresponding confidence intervals. Dots on the left hand side and right hand side represent chestnut trees that were on average shorter and taller than their neighbors, respectively.

Partie 4 : Discussion générale



polski las © Ian Seiferling

Dans le cadre de la problématique du service de régulation, ce travail de thèse a permis d'étudier le rôle de la diversité des arbres matures dans le potentiel de contrôle des insectes défoliateurs en forêt. Les études précédentes ont plus souvent montré un phénomène de résistance (Tahvanainen & Root 1972) que de susceptibilité par association (White & Whitham 2000) dans les communautés végétales diversifiées. A l'aide de deux dispositifs exploratoires, l'un créé à l'échelle européenne et l'autre réalisé plus localement sur des petits bois fragmentés du Sud-Ouest de la France, nous avons décrit la réponse globale des insectes défoliateurs à la diversité forestière. Ces travaux ont montré une **tendance générale à la résistance par association des arbres en mélange en milieu mature, même si des patrons de susceptibilité par association sont localement observés (Figure 23)**. Dans le contexte des petits bois fragmentés, nous avons également regardé si la position de l'arbre hôte dans le bois (lisière vs intérieur) avait un effet sur les insectes défoliateurs, en interaction avec la diversité des arbres. Le patron général de résistance par association a été confirmé, quelle que soit la position de l'hôte dans le bois. En lisière, la résistance était d'autant plus accentuée que l'on passait de placettes monospécifiques à hétérospécifiques, comparé à ce qui était observé au milieu du bois. Ces résultats basés sur un vaste échantillonnage permettent de confirmer les études expérimentales précédentes et d'apporter des connaissances utiles pour l'amélioration des programmes de gestion forestière et de santé des forêts.

La discussion générale se découpe en deux parties. Dans la première, on abordera l'analyse de l'effet de résistance par association (RA) dans le contexte des réseaux trophiques. En s'inspirant des acquis de la biologie des invasions, on développera l'influence de la diversité des plantes au cours de trois étapes de la dynamique de colonisation des insectes défoliateurs : localisation de l'hôte, exploitation de la ressource et expansion. On verra que les mécanismes impliqués dépendent des relations entre les plantes de la communauté étudiée, leur cortège d'insectes défoliateurs et les ennemis naturels associés.

Les mécanismes de résistance peuvent également être appréhendés différemment selon l'échelle spatiale considérée (Thies et al. 2003). Bien que ce travail de thèse n'ait pas été porté sur cette question, les méthodes d'étude utilisées nous ont sensibilisés à cette problématique. Dans la seconde partie, nous présenterons principalement trois échelles, celle de l'arbre et de son voisinage direct, celle de la parcelle et enfin du paysage. Nous aborderons d'autres mécanismes écologiques pouvant influencer la relation arbre-insecte et donnerons quelques pistes de gestion pour participer à la durabilité des peuplements.

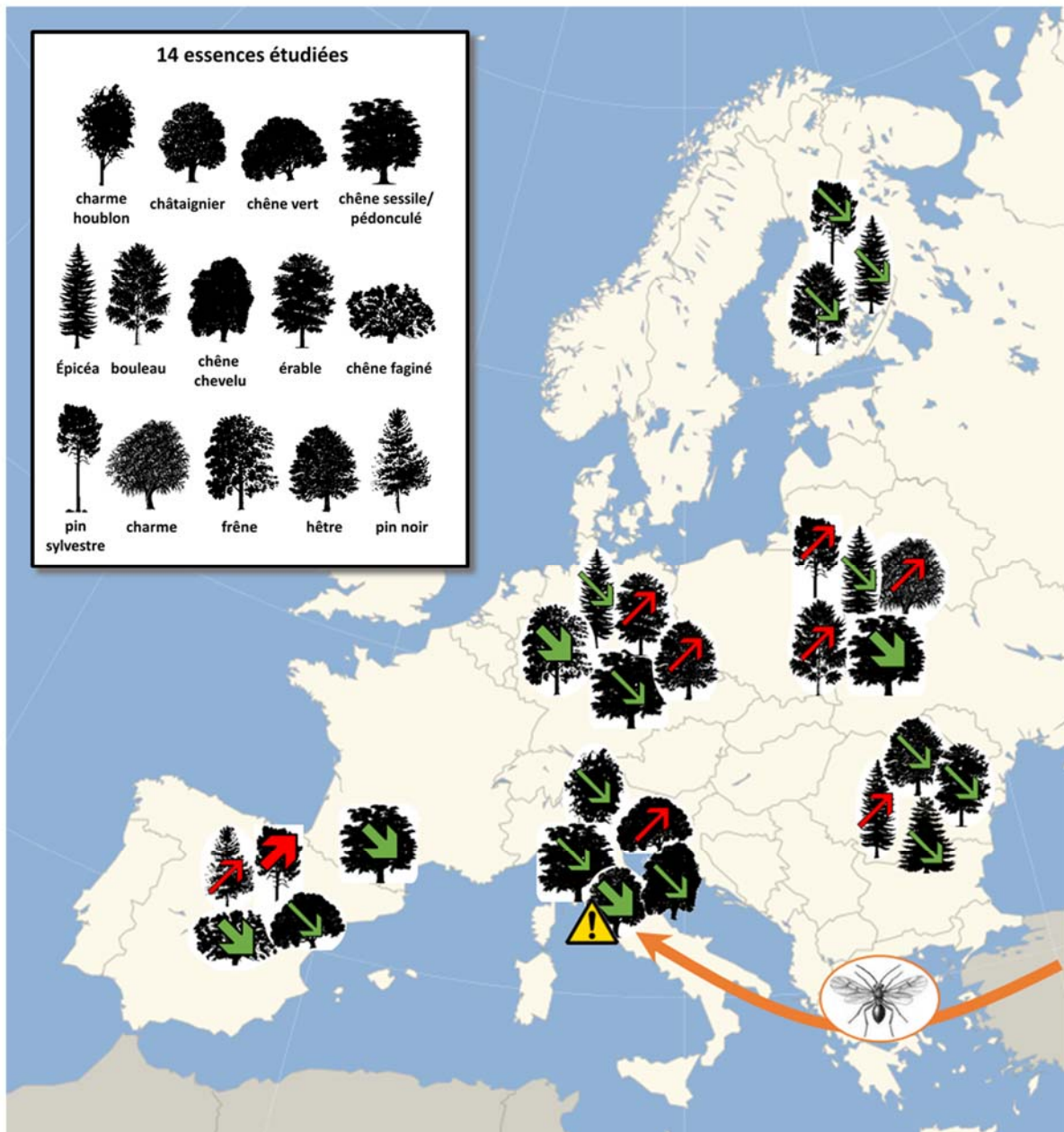


Figure 23 : Effet de la diversité forestière sur les taux de défoliation de houppier d'arbres répartis selon un gradient climatique sur le territoire européen. En vert est représenté un phénomène de résistance par association (RA), en rouge une susceptibilité (SA). Les flèches en gras montrent les relations significatives. Le cas particulier du cynips du châtaignier (*Dryocosmus kuriphilus*), espèce invasive originaire d'Asie, est illustré.

I. Mécanismes de RA dans le réseau trophique

Dans une communauté végétale, la diversité des plantes aurait des effets sur la productivité de l'écosystème, sa stabilité et son invasibilité. Les fondements théoriques ont davantage été développés en se focalisant sur les producteurs primaires. Les auteurs soulignent toutefois l'importance d'inclure d'autres niveaux trophiques pour tenir compte de la réelle complexité des écosystèmes (Tilman 1999, Loreau et al. 2001). Les nombreux travaux sur la relation plante hôte-insecte défoliateur sont alors un premier pas vers la description de cette complexité.

La régulation des défoliateurs se fait plus ou moins directement via les plantes, impliquant des relations avec les autres organismes présents dans l'écosystème (**Figure 24**). On suppose alors que les mécanismes de résistance interviennent directement dans la relation plante-insectes au moment (1) de la phase de recherche par l'insecte pour localiser son hôte. Une fois que l'insecte est arrivé sur son hôte, (2) la phase d'exploitation est l'instant où ce dernier décide de rester pour utiliser la ressource ou de partir chercher une plante plus favorable à son développement ou à sa reproduction. Enfin, tout au long de sa vie l'insecte est exposé aux prédateurs et parasitoïdes présents dans l'environnement. (3) L'expansion démographique de la population à laquelle il appartient va alors dépendre des capacités de contrôle biologique des ennemis naturels inféodés à la communauté végétale.

1. Relations plantes-insectes défoliateurs

Nos résultats sur le dispositif européen FundivEUROPE s'inscrivent dans la majorité des travaux témoignant que le phénomène de résistance par association aux insectes défoliateurs est le plus commun dans les communautés végétales (Jactel & Brockerhoff 2007, Vehviläinen et al. 2006, Letourneau et al. 2011, Castagneyrol et al. 2014a). Plusieurs mécanismes de régulation ont été évoqués dans la littérature. L'effet de dilution de la ressource dans une situation de mélange (Root 1973) permet de diminuer la probabilité que l'insecte trouve son hôte (Andow 1991). Des rôles de barrières physique et/ou chimique peuvent être joués par les plantes non-hôtes en masquant les signaux olfactifs ou visuels qu'utilisent les insectes pour détecter leur hôte ou l'organe cible (Prokopy & Owens 1983, Zhang et al. 1999, Huber & Borden 2001). L'utilisation de signaux olfactifs ou visuels dépendrait de l'espèce de défoliateurs et notamment de son régime alimentaire. Les insectes monophages ou oligophages seraient davantage orientés par des signaux visuels que les insectes polyphages (Prokopy & Owens 1978). En conséquence, les mécanismes de résistance au sein d'un mélange d'espèces végétales seraient d'autant plus liés aux insectes monophages ou oligophages qu'aux polyphages (Jactel & Brockerhoff 2007). Si la tendance globale est à la résistance par association, on peut alors supposer que la communauté d'insectes présente dans le houppier d'un arbre est davantage constituée d'espèces spécialistes des essences en question.

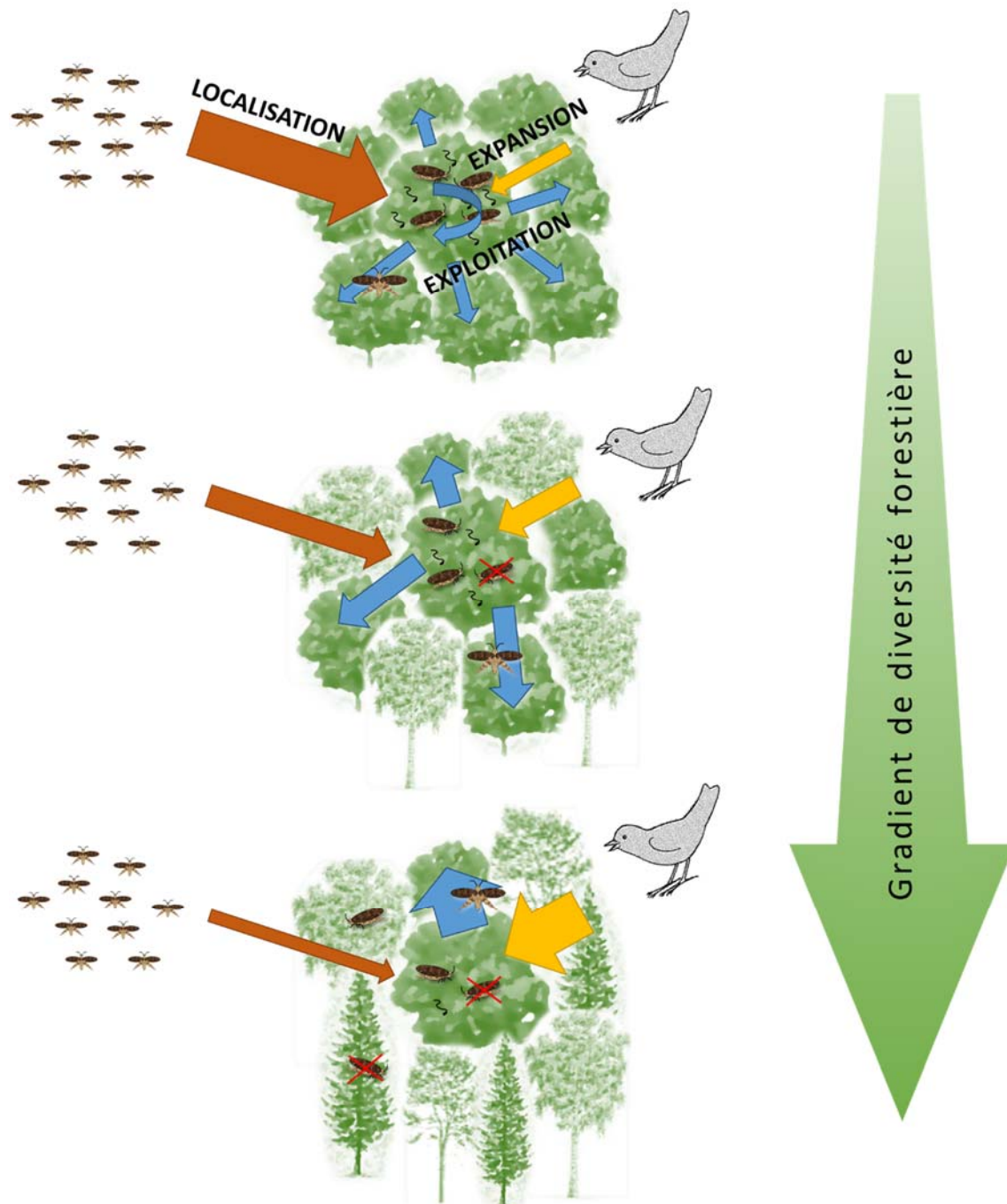


Figure 24 : Rôles potentiels de la diversité d'un peuplement forestier sur la régulation des insectes défoliateurs suivant les trois principales étapes de leur dynamique de colonisation (localisation, exploitation, expansion). La phase de localisation est le moment de recherche de l'hôte. Pendant la phase d'exploitation, soit l'insecte reste pour utiliser la ressource (la notion de dégât entre en jeu), soit il repart à la recherche d'un nouvel hôte plus satisfaisant. La phase d'expansion pendant laquelle l'individu croît ou se multiplie (naissance des descendants), permet d'augmenter le nombre d'individus de la population locale. On suppose que les mécanismes de régulation interviennent différemment lors de ces trois étapes et qu'ils sont fortement influencés par la diversité des plantes. La localisation est limitée directement par la diversité des plantes (relation plante-défoliateur). La décision d'exploitation dépend de la compétition entre défoliateurs pour une ressource qui peut être rare en milieu diversifié (relation défoliateur-défoliateur). L'expansion est ralentie par le contrôle biologique via les ennemis naturels, eux-mêmes favorisés par la diversité végétale.

Nous avons exploré ceci sur notre dispositif d'étude du Sud-Ouest de la France, qui a mis en évidence le même effet de résistance par association sur les dégâts totaux mesurés sur les houpriers. Nous avons aussi détaillé la présence de chaque guildes (**Table S2** et **Table S3**). Sur les sept guildes décrites, cinq d'entre elles peuvent être attribuées à des insectes spécialistes, tandis que pour les deux autres (brouteuses et squeletteuses), il est plus prudent de confirmer le degré de spécialisation des espèces par un échantillonnage des individus sur le site. En effet, une étude réalisée sur la même essence et sous des latitudes similaires a montré que les espèces de brouteuses et de squeletteuses seraient davantage des espèces généralistes ([Giffard et al. 2012](#)). En termes de surface foliaire endommagée, les dégâts provoqués par les spécialistes sont moindres dans l'absolu. On peut supposer que ces espèces n'auraient pas intérêt à détruire leur plante hôte pour le maintien de la population. Tandis que les généralistes seraient moins économes sur une espèce de plante donnée puisqu'ils peuvent profiter d'autres ressources présentes sur le territoire. Cependant, des réponses très opposées (résistance et susceptibilité) ont déjà été observées pour deux espèces de défoliateurs spécialistes ([Plath et al. 2012](#)). Bien que la réponse globale soit la résistance par association, les réponses contrastées au sein des guildes suggèrent que la biologie des insectes est également importante à prendre en compte dans des objectifs de gestion des peuplements forestiers limitant les pullulations de ravageurs. Selon leur capacité de dispersion, la décision de ponte des femelles ou leur aptitude compétitrice, les réponses à la diversité végétale peuvent être différentes d'une espèce à l'autre ([Vehviläinen et al. 2007](#), [Plath et al. 2012](#)). Pour la stabilité des écosystèmes, les relations entre organismes sont également à prendre en compte. Nous discutons plus loin (§ 4.1.2.) des effets de la diversité végétale sur le niveau de compétition qui a lieu au sein de la communauté de défoliateurs.

Pour finir, plusieurs études relatives aux phénomènes d'invasibilité ont montré que la diversité des plantes a également une influence sur le succès invasif d'une plante exotique au sein d'une communauté végétale (même niveau trophique) ([Kennedy et al. 2002](#), [Tilman 2004](#), [Richardson et al. 2007](#), [Cardinale et al. 2012](#)). Ces effets ont toutefois très peu été abordés en considérant le niveau trophique supérieur, c'est-à-dire sur la résistance aux insectes invasifs ([Wilsey & Polley 2002](#), [Rigot et al. 2014](#)). Dans le contexte actuel de changements globaux, l'élargissement des aires de répartition ou la colonisation de nouveaux continents par des insectes non-natifs risquent d'être de plus en plus fréquents et d'avoir des graves conséquences sur la biodiversité, l'écologie et l'économie des régions affectées ([Brockerhoff et al. 2006](#)). Il est donc urgent de comprendre si les propriétés naturelles des écosystèmes leur permettent de faire face à l'arrivée de nouveaux insectes défoliateurs qui deviennent facilement ravageurs dans les milieux anthropisés. Le cas du cynips du châtaignier découvert dans les forêts italiennes en est une illustration pour étudier la relation entre la diversité des arbres et un insecte nouvellement invasif. Ce défoliateur spécialiste répondrait de façon classique à la diversité forestière qui permet une résistance plus importante des châtaigniers en mélange. Bien que les mécanismes écologiques restent à confirmer, il semblerait que les essences voisines joueraient un effet de barrière physique lors de la recherche de l'hôte, diminuant les probabilités de colonisation de celui-ci.

Les mécanismes de résistance décrits dans cette partie ont un fort impact sur les capacités de colonisation d'un habitat adéquat ou de la plante hôte visée. Dans le paragraphe qui suit, nous développons l'idée, assez rarement abordée dans la littérature, que la diversité des plantes peut

également avoir un effet sur les interactions entre défoliateurs et ainsi influencer l'exploitation de l'hôte.

2. Relations entre insectes défoliateurs

Si le nombre d'individus observés sur une plante hôte répond à la diversité des plantes voisines (Knops et al. 1999, Scherber et al. 2010, Dinnage et al. 2012), l'étendue des dégâts n'est pas forcément corrélée à la quantité de défoliateurs présents à un temps t sur la plante ou dans le milieu étudié (Barbosa et al. 2009). Les travaux réalisés pour étudier l'effet de la diversité de la communauté végétale sur les insectes défoliateurs appliqués aux arbres matures ont consisté en des captures d'insectes par piégeage au sein des parcelles forestières (Jactel et al. 2006, Sobek et al. 2009b). Ces piégeages révèlent l'état de la population qui a colonisé le milieu mais restent une mesure biaisée des niveaux de dégâts provoqués sur les arbres hôtes. En effet, après un potentiel de limitation de la localisation de la plante hôte par les autres espèces de plantes, nous supposons que la régulation peut intervenir à d'autres moments de la dynamique de colonisation des défoliateurs. L'établissement d'un insecte, c'est-à-dire l'étape où il choisit de rester ou non sur un hôte, est influencé par la qualité de l'hôte. Les critères de qualité sont d'une part d'ordre nutritionnel mais dépendent aussi du niveau de compétition local et des capacités des insectes à exploiter la ressource (Thompson & Pellmyr 1991, Mayhew 1997, Gripenberg et al. 2010). La diversité de la communauté végétale joue alors indirectement sur les choix des insectes, et notamment celui des femelles lors de la sélection de leur site de ponte.

Les cultures pures devraient plus faiblement influencer les relations de compétition puisque la ressource est abondante. En situation de mélange, la raréfaction de la plante hôte influence les relations de compétition et deux scénarios sont envisagés. Dans le premier, les mécanismes de régulation via les plantes non-hôtes sont efficaces pour limiter la localisation de l'hôte et la compétition est faible à cause des difficultés à atteindre la plante hôte par les insectes. Dans un tel cas, la stratégie pour une femelle serait d'allouer tous ses œufs à cette ressource rare (Doak et al. 2006, Bonebrake et al. 2010, Plath et al. 2012). On observe ainsi un effet où la ressource concentre les insectes sur la plante hôte (Sholes 2008, Otway et al. 2005, attention, à ne pas confondre avec l'hypothèse de « concentration de la ressource », Root 1973). Les dégâts provoqués par les larves peuvent alors être importants, supportant ainsi l'hypothèse de susceptibilité par association au sein d'une communauté végétale diversifiée. Dans le second scénario, l'association de plantes n'est pas favorable à une régulation directe des défoliateurs au moment de la recherche de l'hôte et ceux-ci l'atteignent facilement. La compétition sur l'hôte devient alors élevée, due à un effet de concentration des insectes sur la plante hôte (Otway et al. 2005). L'individu nouvellement arrivé a moins de ressource disponible, faisant diminuer la qualité de celle-ci. Ceci peut influencer sa décision de départ à la recherche d'un nouvel hôte plus facilement exploitable et favorable à sa descendance. De par le temps et l'énergie alloués aux interactions avec les autres insectes, ces derniers devraient moins profiter de la ressource. Nous avançons alors l'hypothèse que les niveaux de dégâts seraient moins importants, témoignant ainsi d'un effet de « résistance par association » causé par une compétition locale.

Afin de tester ces hypothèses avancées précédemment, les techniques moléculaires d'identification des espèces, voire des individus, telles que le *barcoding* ou le génotypage, pourraient être mises à profit. En effet, en plus d'un comptage du nombre d'occurrences des traces de certaines guildes (mineuses, galligènes...), l'identification du nombre d'individus

appartenant à la même fratrie permettrait de reconstituer si le niveau des dégâts observés est dû à une seule ponte effectuée par la même femelle ou à plusieurs pontes de femelles différentes. Ainsi, certaines questions sur les relations de compétition pourraient être étudiées pour apporter des éléments de réponse sur le potentiel de limitation des insectes défoliateurs au moment de leur phase d'exploitation de l'hôte.

Lors de ce travail de thèse, nous n'avons pas testé les effets de la diversité des arbres sur les relations de compétition entre les différentes guildes de défoliateurs. Cependant, à partir des données sur feuilles récoltées pour l'étude réalisée sur les petits bois du Sud-Ouest de la France, nous pouvons montrer que la corrélation entre les abondances de deux guildes d'insectes spécialistes ou de deux espèces de galligènes varie avec la diversité des arbres voisins (**Figure 25**). On note une corrélation négative entre les mineuses et les galligènes dès les cultures pures jusqu'au mélange de six essences, suggérant une compétition entre ces deux guildes endophages. Au sein de la guildes des galligènes, on observe une relation mutualiste entre deux espèces, *Neuroterus numismalis* et *Neurotherus anthracinus*, la corrélation entre les abondances de celles-ci étant positive jusqu'au mélange de quatre essences. Au-delà, on suppose une relation de compétition, lorsque la ressource est plus rare dans le mélange (la corrélation devient négative). Ces résultats préliminaires vont dans le sens de notre hypothèse de compétition entre défoliateurs, mais cette question demande plus d'investigation.

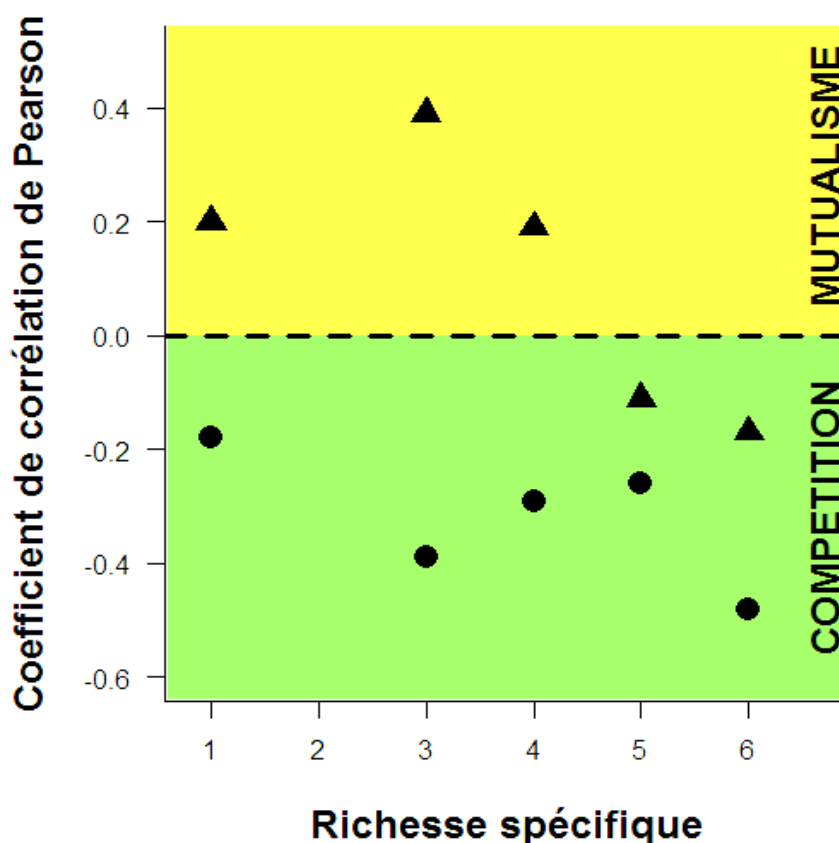


Figure 25 : Effet de la richesse spécifique du voisinage direct de chênes cibles sur les relations entre insectes défoliateurs endophages. Les ronds matérialisent la relation entre deux guildes (mineuses vs. galligènes) et les triangles entre deux espèces de galligènes (*Neuroterus numismalis* et *Neurotherus anthracinus*). Un coefficient de corrélation de Pearson négatif suggère un effet de compétition, tandis qu'il est positif lors d'une relation mutualiste. Ce coefficient est calculé à partir des abondances de chaque guildes ou espèce.

Pour une meilleure estimation de la réponse des défoliateurs à la diversité des arbres, il faudrait combiner trois mesures. Une évaluation globale du houppier permet de prendre en compte les réels dégâts causés sur tout le feuillage. Une récolte des feuilles répartie à différents endroits dans le houppier pour permettre une estimation plus fine des différentes guildes, voire des espèces de défoliateurs. Un piégeage d'insectes réalisé dans les houppiers des arbres échantillonnés afin de corrélérer les niveaux de dégâts aux abondances d'insectes. De plus, une identification des espèces donnerait une indication sur la part des défoliateurs spécialistes et généralistes de la communauté, ainsi que des ennemis naturels potentiels.

D'autres mécanismes de régulation impliquant le niveau trophique supérieur des consommateurs secondaires sont régulièrement évoqués dans la littérature. Le paragraphe suivant aborde les relations ennemis naturels-défoliateurs à travers différents exemples de la littérature qui ont tenté de valider l'hypothèse des ennemis naturels.

3. Relations ennemis naturels-insectes défoliateurs

Deux principaux types de mécanismes de résistance par association sont souvent cités dans la littérature. Le premier, présenté précédemment, implique directement la relation entre les insectes et la végétation à travers des effets de dilution, barrières physiques et/ou chimiques des plantes non-hôtes. Le second, fait référence à l'effet indirect d'une communauté végétale diversifiée sur les populations de défoliateurs via les ennemis naturels. L'hypothèse des ennemis naturels suppose qu'une végétation diversifiée apporterait davantage de ressources alimentaires et d'habitats différents favorables au maintien de ces prédateurs et parasitoïdes dans le milieu (Root 1973, Haddad et al. 2009, Dinnage et al. 2012). Ainsi, le contrôle biologique des insectes défoliateurs serait mieux assuré.

Toutefois, cette hypothèse régulièrement citée dans la littérature est plus difficilement vérifiée (Russell 1989, Andow 1991, Schuldt et al. 2010). Même si certains travaux ont pu montrer des densités plus importantes d'ennemis naturels dans les systèmes mélangés comparés aux cultures pures avec une réponse inverse des insectes défoliateurs, il est moins évident de conclure que la régulation est l'effet direct des ennemis naturels (Björkman et al. 2010). En effet, la régulation peut être effective en amont, lors de la phase de localisation de l'hôte, notamment avec un contrôle par la diversité végétale (Tahvanainen & Root 1972, Castagneyrol et al. 2013). L'hypothèse des ennemis naturels a été confrontée à l'hypothèse de concentration de la ressource dans une méta-analyse réalisée par Andow (1991). A cette époque, l'auteur critique fortement les méthodes d'étude (qualité des expérimentations, faible puissance statistique, peu d'ennemis naturels observés...) et donne plus de poids à l'hypothèse de concentration de la ressource qu'à celle des ennemis naturels.

Cette dernière a souvent été étudiée dans des systèmes agricoles (Sheenan 1986, Russell 1989, Andow 1991). Les taux de prédation et de parasitisme étaient généralement plus élevés sur les polycultures. En milieu forestier, les travaux sont plus rares (Kemp & Simmons 1978, Zhang & Adams 2011, Cappuccino et al. 1998, Jactel et al. 2005) ce qui pose des difficultés pour définir un patron général sur le contrôle des défoliateurs par les ennemis naturels, eux-mêmes favorisés par la diversité végétale. En infestant de jeunes bouleaux, placés soit en cultures pures, soit mélangés à une autre essence (aulne noir, épinette de Norvège ou pin sylvestre), avec des larves de l'Epirrite automnale (*Epirrita autumnata*), les auteurs se sont

affranchis de la régulation qui peut avoir lieu en amont pendant les étapes de localisation ou d'exploitation de la ressource (Riihimäki et al. 2005). L'étude a été reproduite sur deux années et la survie des larves, des pupes, leur parasitisme et les abondances de fourmis et araignées prédatrices ont été estimées. Les mélanges bouleau-pin avaient de plus faibles taux de survie des larves et les abondances de fourmis y étaient plus importantes. L'exclusion des fourmis sur les bouleaux a fait augmenter la survie des larves, suggérant un contrôle biologique par les fourmis prédatrices. Cependant, ces résultats n'ont pas été constants sur les deux années d'études, les autres types de mélange n'ont pas donné de différences significatives sur les variables réponses mesurées et les araignées n'ont été affectées par aucun des traitements. Cette étude donne un témoignage partiel de l'hypothèse des ennemis naturels, suggérant que d'autres facteurs peuvent influencer leur action (composition du mélange, variabilité temporelle...).

Lors de l'étude sur le cynips du châtaignier présentée dans cette thèse (partie 3, chapitre III.), nous avons abordé l'hypothèse de partage des parasitoïdes de cynips entre les chênes et les châtaigniers en mélange. Bien que nos méthodes et nos résultats ne permettent pas de valider cette hypothèse, la corrélation négative entre les abondances de galles de cynips observée sur chêne et les dégâts foliaires provoqués sur les châtaigniers par le cynips invasif laissent penser qu'un partage des ennemis naturels est envisageable. Plusieurs études précédentes ont montré que des parasitoïdes de cynips du chêne pouvaient émerger des galles de *D. kuriphilus* (Aebi et al. 2006, 2007, Panzavolta et al. 2013, Quacchia et al. 2013). Ainsi, mélanger les châtaigniers avec d'autres essences d'arbres pourrait permettre un contrôle biologique de l'espèce invasive à partir d'ennemis naturels natifs. Cependant, cet exemple, tout comme celui de Riihimäki et al. (2005), suggère que la composition du mélange serait d'autant plus déterminante dans la réalisation des associations efficaces. En d'autres termes, même si une richesse spécifique plus élevée permet une réduction des dégâts foliaires, les associations d'essences qui composent le mélange ne doivent pas être réalisées au hasard (Jactel & Brockerhoff 2007). Par exemple, selon que l'on veut promouvoir le contrôle via les ennemis naturels ou plutôt grâce à des effets barrières de la végétation, l'essence à protéger sera mélangée soit à des espèces pouvant partager des cortèges d'ennemis naturels, soit à des essences aux traits de vie très différents (barrières physique et/ou chimique), voire les deux.

Pour finir, augmenter la diversité d'une communauté végétale aurait tendance à complexifier le réseau trophique en permettant un apport de nouvelles espèces d'ennemis naturels (Scherber et al. 2010). Les ennemis naturels pouvant potentiellement réguler les insectes défoliateurs sont eux aussi soumis à une pression de prédation de la part de prédateurs généralistes (Rosenheim et al. 1993). Par exemple, dans un système plante hôte - puceron - chrysope (larve prédatrice de pucerons (Canard et al. 1984)), il a été rajouté des punaises prédatrices généralistes. Dans cette expérimentation sur les effets de la prédation intra-gilde (IGP - Polis et al. 1989), les auteurs ont testé si les punaises prédatrices pouvaient affecter la survie des larves de chrysopes, si ces deux types d'ennemis naturels pouvaient réguler les pucerons de façon indépendante ou additive et enfin si par un effet de cascade trophique, la densité des pucerons augmentait avec l'ajout des punaises. Non seulement il a été observé une pression de prédation des punaises sur les larves de chrysope, mais celle-ci a causé une baisse du contrôle biologique de la part de ces derniers sur les pucerons. En effet, les auteurs pensent que l'action seule des punaises sur les défoliateurs ne compense pas celle des larves de chrysope (Rosenheim et al. 1993). De par sa simplification, ce système ne reflète pas la réalité des interactions au sein du réseau trophique. De plus, il a été évoqué que la prédation intra-gilde n'est pas incompatible avec un contrôle biologique efficace (Müller & Brodeur 2002).

Cependant, cette hypothèse de l'IGP pourrait expliquer pourquoi une meilleure régulation des défoliateurs via les ennemis naturels dans les communautés végétales diversifiées est difficile à mettre en évidence (Snyder & Ives 2003). Des études plus approfondies sur ce type de relations en milieu naturel permettraient de souligner si la complexification du réseau trophique contribue à la stabilité des écosystèmes et à un contrôle des populations de défoliateurs.

En considérant les différentes phases de la dynamique des populations d'insectes défoliateurs, la diversité végétale permettrait une meilleure résistance des écosystèmes à leurs attaques, assurant ainsi une résilience plus élevée. L'écosystème forestier étant constitué d'espèces pérennes à croissance lente, ses capacités d'adaptation ne sont pas assez rapides pour réagir aux perturbations parfois trop conséquentes. Alors, diversifier les essences en milieu forestier permettrait d'anticiper les dégâts importants provoqués lors d'épisodes de pullulations d'insectes défoliateurs qui sont de plus en plus attendues dans le contexte actuel de changement global.

En perspective, on sait également que la dynamique des populations évolue au cours de la saison, et que les différentes espèces d'insectes défoliateurs et d'ennemis naturels peuvent se succéder. Plusieurs auteurs ont soulevé l'importance de considérer cette évolution temporelle pour mieux comprendre le potentiel de contrôle biologique dans les écosystèmes (Chaplin-Kramer et al. 2013, Schellhorn et al. 2014, Raymond et al. 2015). Dans le contexte de la forêt, deux dynamiques seraient à prendre en compte : une à court terme notamment sur les forêts constituées de feuillus, puisque ces derniers perdent leurs feuilles à l'automne-hiver et par conséquent la dynamique de colonisation des insectes est remise à zéro chaque année, et une à long terme étant donné que les arbres sont des espèces pérennes qui peuvent abriter des défoliateurs et ennemis naturels en phase d'hivernation (Raymond et al. 2013).

II. Variations selon les échelles spatiales

Les relations entre organismes sont dépendantes de l'échelle spatiale à laquelle elles ont lieu (Ray & Hastings 1996, Schellhorn & Andow 2005). Certains facteurs tels que le micro-climat (van Halder et al. 2011), la tolérance des espèces aux perturbations créées par l'homme (liée à la gestion d'un milieu) (Ozanne et al. 2000), les différents besoins (site de nourrissage ou de reproduction des insectes) ou même les capacités de dispersion des organismes (Barber & Marquis 2011) influencent l'établissement des individus sur un lieu donné. Selon les exigences de chaque espèce, on peut supposer que les rencontres seront plus ou moins probables entre organismes et que les nombreux mécanismes de résistance impliqués dans ces relations opéreront à différentes échelles spatiales.

Le paragraphe qui suit aborde les différents paramètres liés au contexte spatial à prendre en compte dans les études sur les mécanismes de résistances. La discussion est principalement axée sur l'écosystème forestier, en partant d'une échelle locale, c'est-à-dire l'arbre et son voisinage direct, en passant par la parcelle forestière, échelle moyenne de gestion, jusqu'au paysage qui rassemble plusieurs îlots de forêts.

1. L'arbre et ses voisins directs

La relation plante-défoliateur est influencée par les caractéristiques des arbres du mélange (barrières physique et/ou chimique par exemple, [Zhang & Schlyter 2004](#), [Castagneyrol et al. 2013](#)), mais certains de ces traits peuvent résulter des relations très locales qui existent entre les arbres. Dans une communauté végétale diversifiée, la compétition pour les principales ressources (nutriments, lumière, eau) ou les relations de facilitation pour y accéder ont un impact sur la physiologie des individus et sur la composition chimique du feuillage ([Balvanera et al. 2006](#), [Grossiord et al. 2014](#), [Nickmans et al. 2015](#), [Pollastrini et al. en préparation](#)). La qualité des feuilles, déterminée par l'accès aux ressources par l'arbre hôte, peut devenir déterminante pour les insectes qui les consomment. Ainsi, on peut supposer que les différences de quantité de dégâts enregistrés sur le houppier d'arbres en culture pure ou en mélange sont aussi fonction de l'état physiologique des hôtes disponibles. En effet, la composition chimique des feuilles (ratio C/N, tannins, phénols, eau...) a un effet significatif sur leur palatabilité et donc sur les taux de consommation par les insectes défoliateurs ([Feeny 1970](#), [Mattson 1980](#), [Coley 1983](#)).

Sur le site exploratoire italien du projet FunDivEUROPE, une équipe de physiologistes a montré que les dégâts d'insectes enregistrés sur les chênes verts (*Q. ilex*) étaient moins importants lorsque ceux-ci étaient en situation diversifiée. Cette espèce étant généralement dominée par les autres essences qui faisaient parties du mélange (*Castanea sativa*, *Q. petraea*, *Q. cerris*, *O. carpinifolia*), nous supposons que les individus bénéficiaient de la protection physique des essences non-hôtes (hypothèse de l'apparence de l'arbre, [Castagneyrol et al. 2013](#)). Toutefois, les mesures physiologiques réalisées sur feuille révèlent que les chênes verts sont affectés dans leur activité de photosynthèse puisqu'ils accèdent plus difficilement à la lumière ([Pollastrini et al. en préparation](#)). Ces résultats illustrent les compromis existants pour le bon développement de l'individu entre la compétition pour la ressource et la défense contre les nuisibles. Cependant, dans ce travail pour lequel nous avons collaboré avec l'équipe de chercheurs, nous n'avons pas pu tester directement si les différences physiologiques influençaient la consommation des feuilles par les insectes. Des tests de choix en laboratoire permettraient de vérifier cette hypothèse. Ainsi, nous pourrions appuyer le fait qu'un mécanisme de résistance opère très localement dans le peuplement, à l'échelle directe du voisinage, avec des arbres non-hôtes qui jouent à la fois le rôle de barrière physique mais qui auraient également des conséquences sur l'appétence des feuilles de l'essence hôte.

A travers l'exemple cité ci-dessus, nous mettons en avant un potentiel effet de la diversité fonctionnelle des arbres sur les insectes défoliateurs. Plusieurs mesures plus ou moins complexes de la diversité végétale ont été utilisées dans les travaux antérieurs : proportion de l'essence hôte, richesse spécifique ([Vehviläinen et al. 2006](#), [Jactel & Brockerhoff 2007](#)), indices de diversité tels que Shannon, Simpson ([Sobek et al. 2009b](#)), indices de diversité génétique, taxonomique ou phylogénétique ([Vialatte et al. 2010](#), [Castagneyrol et al. 2012, 2014a](#)) et indice de diversité fonctionnelle ([Cadotte et al. 2011](#)). Nous avons montré dans nos travaux que la richesse spécifique ou l'indice de diversité de Shannon étaient corrélés négativement avec les taux de défoliation mesurés sur les houppiers des arbres. Toutefois, dans l'étude sur le cynips du châtaignier réalisée en Italie, ni la proportion d'hôtes, ni l'indice de diversité taxonomique n'étaient retenus dans les modèles statistiques. Ces différents indices doivent être utilisés à bon escient et selon une hypothèse scientifique prédéfinie (test de l'effet dilution, culture pure vs

mélange ou gradient de diversité, distance phylogénétique ou fonctionnelle...). De plus, le plan expérimental doit être réalisé de façon à obtenir une variabilité suffisamment importante dans l'indice utilisé pour mettre en avant les corrélations avec d'autres mesures écologiques. De par les exigences communes entre certaines espèces, les conditions pédologiques et pédoclimatiques à l'échelle d'une région peuvent avoir pour conséquences d'homogénéiser la diversité végétale prise plus localement. Par exemple, nous avons vu en Italie que la variabilité taxonomique calculée à partir des essences régionales de feuillus n'était pas assez importante pour montrer des effets significatifs sur les taux de défoliation. Diversifier le nombre de sites d'étude tel qu'il a été réalisé sur l'ensemble du dispositif FunDivEUROPE devient alors pertinent pour obtenir une gamme de variabilité assez étendue dans les mesures de diversité à tester.

2. La parcelle forestière comme unité de gestion

Les multiples variables de diversité des arbres peuvent être calculées à l'échelle du voisinage de l'arbre hôte ou à celle de la parcelle forestière (voir Matériel et Méthode de l'étude sur le cynips du châtaignier, partie 3, chapitre III.). Mais dans un contexte de gestion, il paraît compliqué de fonctionner en termes de diversité de Shannon, phylogénétique ou fonctionnelle pour le gestionnaire.

La quantité et la qualité du bois sont des critères primordiaux pour l'exploitant forestier. Cependant, dans un souci de santé des forêts et de développement durable, la fonction de régulation des insectes défoliateurs est à prendre en compte parmi les autres (régénération, décomposition, stockage de carbone, diversité de la faune et la flore...). L'un des objectifs du projet FunDivEUROPE était de tester si la biodiversité forestière favorisait la multifonctionnalité. En d'autres termes, la diversité des arbres permet-elle de satisfaire les fonctions de production et de conservation de la forêt ? Une étude à laquelle nous avons participé a mis en évidence que selon le degré d'exigence en termes de multifonctionnalité, la biodiversité permettait de maintenir plus ou moins de fonctions ([van der Plas et al. en préparation](#)). C'est-à-dire que si le niveau désiré de chaque fonction est modéré, augmenter la diversité forestière favorise la multifonctionnalité de l'écosystème (effet « touche à tout »). Par contre, si les exigences deviennent trop fortes, la diversité a tendance à diminuer cette multifonctionnalité. Ce résultat suggère que la diversité des arbres peut permettre de satisfaire différents acteurs utilisateurs de la forêt (propriétaires, exploitants, conservateurs de milieux naturels, promeneurs...), à condition que les usages soient modérés.

Travailler avec l'ensemble des espèces présentes sur le territoire étudié et comprendre quelles sont les meilleures associations favorables à la durabilité des peuplements très simplifiés (par les activités d'exploitation du bois) devraient être une orientation à prendre pour la gestion forestière dans le contexte des changements globaux. Selon les objectifs d'exploitation, certaines essences peuvent être favorisées en utilisant des mélanges spécifiques. En effet, certaines études ont mis en avant le fait que ce n'était pas forcément la richesse spécifique d'une parcelle qui permettait une meilleure régulation des insectes défoliateurs étudiés, mais que la composition du mélange pouvait être parfois plus déterminante ([Riihimäki et al. 2005](#), [Jactel & Brockerhoff 2007](#)). Par exemple, plusieurs arguments ont montré que le mélange châtaignier/chêne pouvait favoriser le partage d'ennemis naturels entre ces essences et diminuer

les taux d'infestation des châtaigniers par le cynips invasif que nous avons étudié en Italie ([Aebi et al. 2006, 2007](#), [Ács et al. 2007](#), [Cooper & Rieske 2011](#)).

3. La structure du paysage, facteur de la connectivité entre les habitats forestiers

Le gestionnaire forestier aura tendance à travailler à l'échelle de la parcelle ou de la forêt selon sa taille. Cependant, de plus en plus d'études sur les processus de régulation des ravageurs montrent qu'il est pertinent d'intervenir aussi à l'échelle du paysage ([Tscharntke et al. 2005a](#), [Fahrig et al. 2011](#), [Raymond et al. 2015](#)). En effet, les paysages complexes sont constitués d'une mosaïque d'habitats différents tels que des cultures agricoles, des prairies, des milieux aquatiques (cours d'eau, étang...), forêts ou autres éléments semi-naturels (bandes enherbées, friches, haies...) influençant fortement les communautés des défoliateurs et leurs ennemis naturels ([Bianchi et al. 2006](#), [Chaplin-Kramer et al. 2011](#), [Dulaurent et al. 2011](#), [Veres et al. 2013](#), [Rigot et al. 2014](#)). Lorsqu'il est à la recherche d'une ressource alimentaire ou d'un site de ponte, l'insecte sélectionne à partir de différents signaux un habitat favorable à sa plante hôte ([Roitberg 1985](#)). La diversité des habitats dans le paysage et leur organisation spatiale pose alors des difficultés aux insectes pour localiser leurs hôtes. A l'inverse, cette diversité offre des zones de refuges ou des hôtes secondaires aux défoliateurs, pouvant favoriser leur maintien dans le paysage au cours des saisons ([McKone et al. 2001](#), [Tscharntke et al. 2005b](#)). On peut supposer que les mécanismes de résistance ou de susceptibilité interviennent aussi à l'échelle du paysage avec l'habitat comme unité individuelle.

Dans un contexte de paysage fragmenté, certains petits bois constituent des réservoirs de défoliateurs qui peuvent se répartir plus ou moins bien sur les autres bois non atteints selon la structure des paysages. La structure joue sur la connectivité entre ces taches et influence fortement les phénomènes de contagion ([Tscharntke et al. 2005b](#)). Les processus écologiques qui ont lieu à l'échelle du paysage qui régulent ou favorisent les insectes défoliateurs sont également applicables à leurs ennemis naturels ([Tscharntke et al. 2005b](#)). Cependant, à cette échelle, la complexité des paysages et des habitats offrant davantage de proies aux ennemis naturels pourrait provoquer leur déplacement sur des proies alternatives, diminuant ainsi leur potentiel de contrôle biologique sur les défoliateurs visés (phénomène de compétition apparente, [Östman & Ives 2003](#), [Roschewitz et al. 2005](#)). Enfin, en raison d'une plus ou moins bonne connectivité des habitats dans le paysage, la capacité de dispersion de ces différents organismes est un facteur crucial pour les interactions plante-défoliateur ou défoliateur-ennemis naturels ([Tscharntke & Brandl 2004](#), [Baguette & Van Dyck 2007](#)). On peut par exemple supposer que des organismes qui dispersent à de larges distances (oiseaux, chauve-souris...) ont un impact plutôt à l'échelle du paysage, tandis que les arthropodes prédateurs ou parasitoïdes qui se déplacent sur de courtes distances ont un effet à l'échelle de la parcelle, voire de la plante hôte seulement.

Pour les organismes colonisant les forêts, la première zone de contact est la lisière puisque celle-ci est une zone de transition écologique entre le milieu forestier et l'habitat ouvert adjacent ([Wermelinger et al. 2007](#)). La lisière, de par ses conditions abiotiques particulières, a une influence sur la faune et la flore qu'elle abrite ([Murcia 1995](#), [Harper et al. 2005](#), [Vodka & Cizek 2013](#), [Batáry et al. 2014](#)). Dans notre étude sur les petits bois fragmentés présents dans

la région du Sud-Ouest de la France, nous avons montré que le phénomène de résistance par association était plus marqué en lisière qu'à l'intérieur du bois. Cependant, notre étude ne s'étend pas à une échelle plus large que le bois et ne prend pas en compte les effets de la connectivité au sein du paysage. En modélisant ces effets, il serait possible de détecter les bois potentiellement sources d'insectes défoliateurs, les zones de lisières les plus susceptibles de recevoir les flux d'insectes et les éléments du paysage jouant le rôle de barrières à la dispersion. Des lâchers d'individus marqués permettraient de confirmer ou infirmer les conclusions de cette modélisation. Ce type de travaux pourraient être appliqués aux espèces invasives afin d'anticiper les zones forestières les plus susceptibles à leurs attaques. Ainsi, il serait possible d'anticiper les probables points chauds et de mettre en place des mesures de gestion avant l'arrivée d'un invasif pressenti.

A l'échelle continentale, les facteurs climatiques sont déterminants pour l'expansion des insectes défoliateurs (Thomas et al. 2001) et les changements climatiques ont un impact non négligeable sur la modification et l'élargissement des aires de répartition des insectes (Hill et al. 1999, Logan et al. 2003, Vanhanen et al. 2007). La problématique des invasifs rentre particulièrement dans ce contexte-là et il faudra être d'autant plus vigilants dans les années à venir. En effet, plusieurs facteurs anthropiques à l'échelle des continents, voire mondiale, favorisent l'arrivée d'espèces exotiques dans les écosystèmes (Brockerhoff et al. 2006). L'exemple du cynips du châtaignier montre que les mesures de gestion pour lutter contre cet insecte qui colonise de plus en plus de pays européens sont peut-être à réfléchir sur des échelles plus étendues que celle de la parcelle ou du paysage.

Que ce soit dans des paysages agricoles très anthropisés ou dans des milieux subissant moins l'impact des activités humaines (ex. milieu montagnard), la forêt est présente partout en milieu terrestre. En comprenant les processus écologiques qui interviennent aux différentes échelles spatiales, il sera plus facile de donner des pistes de gestion efficaces pour maintenir un équilibre dans cet écosystème. Ainsi, on peut espérer induire et maintenir des équilibres écosystémiques favorables à la protection des arbres contre les insectes défoliateurs qui risquent de causer davantage de problèmes dans les années à venir.

III. Conclusion : Perspectives de recherche et gestion

A l'aide d'un important dispositif européen, ce travail de thèse a permis de dégager un patron général de défoliation en milieu forestier. Même si nous avons mis en évidence un effet global de la diversité des arbres sur la réduction de la défoliation des houppiers, la littérature précédente a montré que les réponses peuvent être contrastées lorsque l'on zoome sur les guildes ou même les espèces de défoliateurs. Ces résultats peuvent avoir des conséquences différentes pour la gestion des forêts et il est important de définir en amont les objectifs visés. Le souhait est-il de réguler l'ensemble de la communauté des insectes défoliateurs ou une espèce en particulier dans le cas d'un ravageur ponctuel ? Ce travail de thèse a permis de répondre à la première partie de cette question. En diversifiant les essences d'une forêt, on favorise certainement la stabilité de cet écosystème, permettant ainsi de limiter les dégâts totaux sur les

houppiers. Par contre, si l'on veut cibler une espèce en particulier, et c'est le cas lors des épisodes de pullulations ou d'invasions, il reste nécessaire de connaître un minimum la biologie de l'insecte concerné. En effet, les différents traits fonctionnels de l'espèce (préférence alimentaire, capacité de dispersion, décision de ponte des femelles...) interagissent avec les facteurs environnementaux à des échelles plus ou moins locales soutenant ou diminuant les chances de l'insecte de coloniser la plante hôte visée. Parmi tous les traits fonctionnels cités dans la littérature, le degré de spécialisation dans le régime alimentaire des insectes semble être la clef pour beaucoup de mécanismes de régulation sous-jacents. Adjoindre les approches d'écologie fondamentale aux objectifs et enjeux des différents systèmes de production sylvicoles (intensifs comme dans le dispositif FunDivEUROPE ou extensifs comme dans les vallées et coteaux de Gascogne) s'impose maintenant pour ouvrir de nouvelles perspectives de gestion durable des forêts.

BIBLIOGRAPHIE

- Acs Z, Melika G, Péntes Z, Pujade-Villar J, Stone GN (2007) The phylogenetic relationships between *Dryocosmus*, *Chilaspis* and allied genera of oak gallwasps (Hymenoptera, Cynipidae: Cynipini). *Systematic Entomology* 32:70-80
- Aebi A, Schönrogge K, Melika G, Alma A, Bosio G, Quacchia A, Picciau L, Abe Y, Moriya S, Yara K, Seljak G, Stone GN (2006) Parasitoid recruitment to the globally invasive chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus*. In: *Galling arthropods and their associates*. Springer, Japan, pp 103-121
- Aebi A, Schönrogge K, Melika G, Quacchia A, Alma A, Stone GN (2007) Native and introduced parasitoids attacking the invasive chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus*. *EPPO Bulletin* 37:166-171
- Aerts R, Honnay O (2011) Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning. *BMC Ecology* 11:29
- Alignier A (2010) Distribution des communautés végétales sous l'influence des lisières forestières dans des bois fragmentés. Thèse de doctorat, Institut National Polytechnique de Toulouse
- Aluja M, Prokopy RJ (1993) Host odor and visual stimulus interaction during intratree host finding behavior of *Rhagoletis pomonella* flies. *Journal of Chemical Ecology* 19:2671-2696
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46
- Andow DA (1991) Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology* 36:561-586
- Andrieu E, Ladet S, Heintz W, Deconchat M (2011) History and spatial complexity of deforestation and logging in small private forests. *Landscape and Urban Planning* 103:109-117
- Andrieu E (2013) Reconstitution de l'histoire méconnue de la gestion de la petite forêt privée. *Les Cahiers de Framespa* 13:??-?
- Aslan I, Ildirim E, Zbek H (1999) The willow weevil, *Isochnus populicola* Silfverberg (Coleoptera: Curculionidae) a new record and a new willow (*Salix alba* L.) pest for Turkey from Erzurum. *Türkiye Entomoloji Dergisi* 23:57-62
- Asner GP, Hughes RF, Vitousek PM, Knapp DE, Kennedy-Bowdoin T, Boardman J, Martin RE, Eastwood M, Green RO (2008) Invasive plants transform the three-dimensional

structure of rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:4519-4523

Atsatt PR, O'dowd DJ (1976) Plant defense guilds. *Science* 193:24-29

Baeten L, Verheyen K, Wirth C, Bruelheide H, Bussotti F, Finér L, Jaroszewicz B, Selvi F, Valladares F, Allan E, Ampoorter E, Auge H, Avăcăriei D, Barbaro L, Bărnoaiea I, Cristina C, Bastias CC, Jürgen Bauhus J, Carsten Beinhoff C, Raquel Benavides R, Adam Benneter A, Sigrid Berger S, Felix Berthold F, Johanna Boberg J, Damien Bonal D, Wolfgang Brüggemann W, Monique Carnol M, Bastien Castagneyrol B, Yohan Charbonnier Y, Ewa Chečko, David Coomes D, Andrea Coppi A, Eleftheria Dalmaris E, Gabriel Dănilă G, Seid M, Dawud SM, Wim de Vries W, Hans De Wandeler H, Deconchat M, Domisch T, Duduman G, Fischer M, Fotelli M, Gessler A, Gimeno TE, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hantsch L, Hättenschwiler S, Hector A, Hermy M, Holland V, Jactel H, Joly FX, Jucker T, Kolb S, Koricheva J, Lexer MJ, Liebergesell M, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Nichiforel L, Pollastrini M, Proulx R, Rabasa S, Radoglou K, Ratcliff S, Raulund-Rasmussen K, Seiferling I, Stenlid J, Vesterdal L, von Wilpert K, Zavala MA, Zielinski D, Scherer-Lorenzen M (2013) A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15:281-291

Baguette M, Van Dyck H (2007) Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22:1117-1129

Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Bezemer TM, Brown VK, Butterfield J, Buse A, Coulson JC, Farrar J (2002) Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8:1-16

Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9:1146-1156

Barbaro L, Bockerhoff EG, Giffard B, van Halder I (2012) Edge and area effects on avian assemblages and insectivory in fragmented native forests. *Landscape Ecology* 27:1451-1463

Barbaro L, Giffard B, Charbonnier Y, Halder I, Bockerhoff EG (2014) Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Diversity and Distributions* 20:149-159

Barber NA, Marquis RJ (2011) Leaf quality, predators, and stochastic processes in the assembly of a diverse herbivore community. *Ecology* 92:699-708

Barbosa P, Hines J, Kaplan I, Martinson H, Szczepaniec A, Szendrei Z (2009) Associational resistance and associational susceptibility: having right or wrong neighbors. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40:1-20

- Barbosa VS, Leal IR, Iannuzzi L, Almeida-Cortez J (2005) Distribution pattern of herbivorous insects in a remnant of Brazilian Atlantic forest. *Neotropical Entomology* 34:701-711
- Barton KE, Koricheva J (2010) The ontogeny of plant defense and herbivory: Characterizing general patterns using meta-analysis. *American Naturalist* 175:481-493
- Batáry P, Fronczek S, Normann C, Scherber C, Tschardt T (2014) How do edge effect and tree species diversity change bird diversity and avian nest survival in Germany's largest deciduous forest? *Forest Ecology and Management* 319:44-50
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2014) *lme4*: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. *R package version 1.1-7*
- Battisti A, Benvegnù I, Colombari F, Haack RA (2014) Invasion by the chestnut gall wasp in Italy causes significant yield loss in *Castanea sativa* nut production. *Agricultural and Forest Entomology* 16:75-79
- Becker BJ, Wu MJ (2007) The synthesis of regression slopes in meta-analysis. *Statistical Science* 22:414-429
- Belyea HC (1923) The control of white pine weevil (*Pissodes strobi*) by mixed planting. *Journal of Forestry* 21:384-390
- Bernays EA, Bright KL, Gonzalez N, Angel J (1994) Dietary mixing in a generalist herbivore: tests of two hypotheses. *Ecology* 75:1997-2006
- Berner D, Blanckenhorn WU, Körner C (2005) Grasshoppers cope with low host plant quality by compensatory feeding and food selection: N limitation challenged. *Oikos* 111:525-533
- Bianchi FJJA, Booij CJH, Tschardt T (2006) Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273:1715-1727
- Björkman M, Hambäck PA, Hopkins RJ, Rämert B (2010) Evaluating the enemies hypothesis in a clover-cabbage intercrop: effects of generalist and specialist natural enemies on the turnip root fly (*Delia floralis*). *Agricultural and Forest Entomology* 12:123-132
- Bommarco R, Banks JE (2003) Scale as modifier in vegetation diversity experiments: effects on herbivores and predators. *Oikos* 102:440-448
- Bonan GB (2008) Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320:1444-1449
- Bonebrake TC, Boggs CL, McNally JM, Ranganathan J, Ehrlich PR (2010) Oviposition behavior and offspring performance in herbivorous insects: consequences of climatic and habitat heterogeneity. *Oikos* 119:927-934

- Borden JH, Chong LJ, Savoie A, Wilson IM (1997) Responses to green leaf volatiles in two biogeoclimatic zones by striped ambrosia beetle, *Trypodendron lineatum*. *Journal of Chemical Ecology* 23:2479-2491
- Boyd IL, Freer-Smith PH, Gilligan CA, Godfray HCJ (2013) The consequence of tree pests and diseases for ecosystem services. *Science* 342:823-831
- Brockerhoff EG, Liebhold AM, Jactel H (2006) The ecology of forest insect invasions and advances in their management. *Canadian Journal of Forest Research* 36:263-268
- Brown JH, Cruickshank VB, Gould WP, Husband TP (1988) Impact of gypsy moth defoliation in stands containing white pine. *Northern Journal of Applied Forestry* 5:108-111
- Burnel L, Gauthier G, Willm J, Heintz W, Guyot V (2014) Sélection de placettes forestières à l'échelle d'un territoire : complémentarité entre système d'information géographique et approches sur le terrain. *Le Cahier des Techniques de l'INRA* 82:1-14
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, USA, 488 pp
- Byers JA, Zhang Q-H, Schlyter F, Birgersson G (1998) Volatiles from nonhost birch trees inhibit pheromone response in spruce bark beetles. *Naturwissenschaften* 85:557-561
- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079-1087
- Canadell JG, Le Quéré C, Raupach MR, Field CB, Buitenhuis ET, Ciais P, Conway TJ, Gillett NP, Houghton RA, Marland G (2007) Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:18866-18870
- Canard M, Séméria Y, New TR (1984) *Biology of Chrysopidae*. W Junk Publishers, The Hague, 294 pp
- Cannon RJ (1998) The implications of predicted climate change for insect pests in the UK, with emphasis on non-indigenous species. *Global Change Biology* 4:785-796
- Cappuccino N, Lavertu D, Bergeron Y, Régnière J (1998) Spruce budworm impact, abundance and parasitism rate in a patchy landscape. *Oecologia* 114:236-242
- Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW, Carroll IT, Hector A, Srivastava DS, Loreau M, Weis JJ (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:18123-18128

- Cardinale BJ, Matulich KL, Hooper DU, Byrnes JE, Duffy E, Gamfeldt L, Balvanera P, O'Connor MI, Gonzalez A (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98:572-592
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59-67
- Caspersen JP, Pacala SW (2001) Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research* 16:895-903
- Castagneyrol B (2012) Rôles fonctionnels et structurels de la biodiversité sur les communautés d'insectes et d'herbivorie associées: une approche expérimentale. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1
- Castagneyrol B, Jactel H (2012) Unraveling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology* 93:2115-2124
- Castagneyrol B, Lagache L, Giffard B, Kremer A, Jactel H (2012) Genetic diversity increases insect herbivory on oak saplings. *PLoS ONE* 7:e44247
- Castagneyrol B, Giffard B, Péré C, Jactel H (2013) Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. *Journal of Ecology* 101:418-429
- Castagneyrol B, Jactel H, Charbonnier Y, Barbaro L, Dulaurent-Mercadal AM (2014b) Egg mortality in the pine processionary moth: habitat diversity, microclimate and predation effects. *Agricultural and Forest Entomology* 16:284-292
- Castagneyrol B, Jactel H, Vacher C, Brockerhoff EG, Koricheva J (2014a) Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. *Journal of Applied Ecology* 51:134-141
- Cesarz S, Fahrenholz N, Migge-Kleian S, Platner C, Schaefer M (2007) Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest. *European Journal of Soil Biology* 43:S61-S67
- Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242
- Chaplin-Kramer R, O'Rourke ME, Blitzer EJ, Kremen C (2011) A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* 14:922-932
- Chaplin-Kramer R, de Valpine P, Mills NJ, Kremen C (2013) Detecting pest control services across spatial and temporal scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 181:206-212

- Chapman RF (2002) Contact chemoreception in feeding by phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 48:455-484
- Chaufaux J (1995) Utilisation de biopesticides contre les ravageurs des cultures: le point sur *Bacillus thuringiensis*. *Insectes* 97:2-6
- Clarke KR, Warwick RM (1998) A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35:523-531
- Clavero M, García-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20:110
- Colautti RI, Ricciardi A, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7:721-733
- Coley PD (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53:209-234
- Cooper WR, Rieske LK (2007) Community associates of an exotic gallmaker, *Dryocosmus kuriphilus* (Hymenoptera: Cynipidae), in eastern North America. *Annals of the Entomological Society of America* 100:236-244
- Cooper WR, Rieske LK (2011) A native and an introduced parasitoid utilize an exotic gallmaker host. *BioControl* 56:725-734
- Davies KF, Chesson P, Harrison S, Inouye BD, Melbourne BA, Rice KJ (2005) Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology* 86:1602-1610
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528-534
- DeWalt SJ, Denslow JS, Ickes K (2004) Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*. *Ecology* 85:471-483
- Dinnage R, Cadotte MW, Haddad NM, Crutsinger GM, Tilman D (2012) Diversity of plant evolutionary lineages promotes arthropod diversity. *Ecology Letters* 15:1308-1317
- Doak P, Kareiva P, Kingsolver J (2006) Fitness consequences of choosy oviposition for a time-limited butterfly. *Ecology* 87:395-408
- Drénou C, Bouvier M, Lemaire J (2011) La méthode de diagnostic ARCHI. Application aux chênes pédonculés déperissants. *Forêt Entreprise* 200:4-15
- Duffy JE (2008) Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:437-444
- Dulaurent AM (2010) Effet de la diversité des essences forestières sur les niveaux de population de la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*), à différentes échelles

spatiales, dans la forêt des Landes de Gascogne. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1

- Dulaurent AM, Porté AJ, van Halder I, Vétillard F, Menassieu P, Jactel H (2011) A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *Forest Ecology and Management* 261:1069-1076
- Dulaurent AM, Porté AJ, van Halder I, Vétillard F, Menassieu P, Jactel H (2012) Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agricultural and Forest Entomology* 14:19-27
- EEA (European Environment Agency) (2007) European Forest Types. Categories and Types for Sustainable Forest Management Reporting and Policy, 2nd ed. European Environment Agency, Copenhagen, EEA Technical Report 09/2006
- Eichhorn J, Roskams P, Ferretti M, Mues V, Szepesi A, Durrant D (2010) Visual assessment of crown condition and damaging agents. In: Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Part IV. UNECE ICP Forests Programme Co-ordinating Centre, Hamburg 49 pp
- Elton CS (1958) The ecology of invasions by plants and animals. Methuen, London, 196 pp
- Endara MJ, Coley PD (2011) The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* 25:389-398
- Englund G, Hambäck PA (2007) Scale dependence of immigration rates: models, metrics and data. *Journal of Animal Ecology* 76:30-35
- EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization) (2005) *Dryocosmus kuriphilus*. EPPO Bulletin 35:422-424
- EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization) (2013) First Report of *Dryocosmus kuriphilus* in Austria (2013/141); First Report of *Dryocosmus kuriphilus* in Germany (2013/142); *Dryocosmus kuriphilus* found in Hungary (2013/143)
- ESRI (2012) Using ArcGis for Desktop: The geographic information system for everyone. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California. ArcGis version 10.2
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM, Martin JL (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14:101-112

- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2010) Global forest resource assessment. FAO Forestry Paper, Rome, 163:1-378
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2011) State of the world's forests. FAO, Rome, 179 pp
- Feeny P (1970) Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51:565-581
- Fischer M, Bossdorf O, Gockel S, Hänsel F, Hemp A, Hessenmöller D, Korte G, Nieschulze J, Pfeiffer S, Prati D, Renner S, Schöning I, Schumacher U, Wells K, Buscot F, Kalko EKV, Linsenmair KE, Schulze ED, Weisser WW (2010) Implementing large-scale and long-term functional biodiversity research: The Biodiversity Exploratories. *Basic and Applied Ecology* 11:473-485
- Floate KD, Kearsley MJ, Whitham TG (1993) Elevated herbivory in plant hybrid zones: *Chrysomela confluenta*, *Populus* and phenological sinks. *Ecology* 74:2056-2065
- Floater GJ, Zalucki MP (2000) Habitat structure and egg distributions in the processionary caterpillar *Ochrogaster lunifer*: lessons for conservation and pest management. *Journal of Applied Ecology* 37:87-99
- Fraenkel GS (1959) The raison d'être of secondary plant substance. *Science* 129:1466-1470
- Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, Sax DF, Seabloom EW, Smith MD, Stohlgren TJ, Tilman D, Von Holle B (2007) The invasion paradox: Reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88:3-17
- Futuyma DJ, Wasserman SS (1980) Resource concentration and herbivory in oak forests. *Science* 210:920-922
- Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson PR (2008) Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89:1223-1231
- Gamfeldt L, Snäll T, Bagchi R, Jonsson M, Gustafsson L, Kjellander P, Ruiz-Jaen MC, Froberg M, Stendahl J, Philipson CD, Mikusinski G, Andersson E, Westerlund B, Andren H, Moberg F, Moen J, Bengtsson J (2013) Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications* 4:1-8
- Gelman A, Hill J, (2007) Sample size and power calculations. In: *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 437-455
- Gibbs M, Schönrogge K, Alma A, Melika G, Quacchia A, Stone GN, Aebi A (2011) *Torymus sinensis*: a viable management option for the biological control of *Dryocosmus kuriphilus* in Europe? *BioControl* 56:527-538

- Giffard B (2011) Influence des interactions biotiques complexes sur la régénération des essences forestières feuillues. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1
- Giffard B, Corcket E, Barbaro L, Jactel H (2011) Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats. *Oecologia* 168:415-424
- Giffard B, Jactel H, Corcket E, Barbaro L (2012) Influence of surrounding vegetation on insect herbivory: A matter of spatial scale and herbivore specialisation. *Basic and Applied Ecology* 13:458-465
- Giffard B, Barbaro L, Jactel H, Corcket E (2013) Plant neighbours mediate bird predation effects on arthropod abundance and herbivory. *Ecological Entomology* 38:448-455
- Giraudeau P (2014) *pgirmess*: Data analysis in ecology. *R* package version 1.5.9
- Graham MH (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84:2809-2815
- Griffin JN, O'Gorman EJ, Emmerson MC, Jenkins SR, Klein AM, Loreau M, Symstad A (2009) Biodiversity and the stability of ecosystem functioning. In: *Biodiversity, Ecosystem Functioning and Human Wellbeing - an Ecological and Economic Perspective*. Oxford University Press, Oxford, pp 78-93
- Gripenberg S, Mayhew PJ, Parnell M, Roslin T (2010) A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters* 13:383-393
- Grossiord C, Gessler A, Granier A, Pollastrini M, Bussotti F, Bonal D (2014) Interspecific competition influences the response of oak transpiration to increasing drought stress in a mixed Mediterranean forest. *Forest Ecology and Management* 318:54-61
- Guyot V, Castagneyrol B, Vialatte A, Deconchat M, Jactel H. Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe. *submitted to Biology Letters*
- Guyot V, Castagneyrol B, Vialatte A, Deconchat M, Selvi F, Bussotti F, Jactel H (2015) Tree diversity limits the impact of an invasive forest pest. *PLoS ONE* 10:e0136469
- Haase J, Castagneyrol B, Cornelissen JH, Ghazoul J, Kattge J, Koricheva J, Scherer-Lorenzen M, Morath S, Jactel H (2015) Contrasting effects of tree diversity on young tree growth and resistance to insect herbivores across three biodiversity experiments. *Oikos* 0:1-12
- Haddad NM, Crutsinger GM, Gross K, Haarstad J, Knops JM, Tilman D (2009) Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters* 12:1029-1039
- Hägele BF, Rowell-Rahier M (1999) Dietary mixing in three generalist herbivores: nutrient complementation or toxin dilution? *Oecologia* 119:521-533

- Hambäck PA, Björkman M, Hopkins RJ (2010) Patch size effects are more important than genetic diversity for plant-herbivore interactions in Brassica crops. *Ecological Entomology* 35:299-306
- Hambäck PA, Inouye BD, Andersson P, Underwood N (2014) Effects of plant neighborhoods on plant-herbivore interactions: resource dilution and associational effects. *Ecology* 95:1370-1383
- Harper KA, MacDonald SE, Burton PJ, Chen JIQU, Brosofske KD, Saunders SC, Euskirchen ES, Roberst DAR, Jaiteh MS, Esseen PA (2005) Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. *Influencia del Borde sobre la Composición y Estructura de Bosques en Paisajes Fragmentados*. *Conservation Biology* 19:768-782
- Hector A, Bell T, Hautier Y, Isbell F, Kery M, Reich PB, van Ruijven J, Schmid B (2011) BUGS in the analysis of biodiversity experiments: species richness and composition are of similar importance for grassland productivity. *PLoS ONE* 6:e17434
- Hill JK, Thomas CD, Huntley B (1999) Climate and habitat availability determine 20th century changes in a butterfly's range margin. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 266:1197-1206
- Hillebrand H, Bennett DM, Cadotte MW (2008) Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89:1510-1520
- Hillebrand H, Matthiessen B (2009) Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters* 12:1405-1419
- Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35
- Hossaert-McKey M, Gibernau M, Frey JE (1994) Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 70:185-191
- Huber D, Borden J (2001) Angiosperm bark volatiles disrupt response of douglas-fir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae*, to attractant-baited traps. *Journal of Chemical Ecology* 27:217-233
- Huston MA (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110:449-460
- Iverson AL, Marín LE, Ennis KK, Gonthier DJ, Connor-Barrie BT, Remfert JL, Cardinale BJ, Perfecto I (2014) Do polycultures promote win-wins or trade-offs in agricultural ecosystem services? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 51:1593-1602
- Jactel H, Brockerhoff E, Duelli P (2005) A test of the biodiversity-stability theory: meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination

- of responsible factors. In: Forest diversity and function: Temperate and boreal systems. Springer Berlin, Heidelberg, pp 235-262
- Jactel H, Menassieu P, Vetillard F, Gaulier A, Samalens JC, Brockerhoff EG (2006) Tree species diversity reduces the invasibility of maritime pine stands by the bark scale, *Matsucoccus feytaudi* (Homoptera: Margarodidae). Canadian Journal of Forest Research 36:314-323
- Jactel H, Brockerhoff EG (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. Ecology Letters 10:835-848
- Jactel H, Birgersson G, Andersson S, Schlyter F (2011) Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. Oecologia 166:703-711
- Jactel H, Petit J, Desprez-Loustau ML, Delzon S, Piou D, Battisti A, Koricheva J (2012) Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. Global Change Biology 18:267-276
- Janisch JE, Harmon ME (2002) Successional changes in live and dead wood carbon stores: implications for net ecosystem productivity. Tree Physiology 22:77-89
- Jones HE, McNamara N, Mason WL (2005) Functioning of mixed-species stands: evidence from a long-term forest experiment. In: Forest diversity and function: Temperate and boreal systems. Springer Berlin, Heidelberg, pp 111-130
- Jucker T, Coomes DA (2012) Comment on "Plant Species Richness and Ecosystem Multifunctionality in Global Drylands". Science 337:155-156
- Jucker T, Bouriaud O, Avacaritei D, Coomes DA (2014) Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. Ecology Letters 17:1560-1569
- Karban R (1997) Neighbourhood affects a plant's risk of herbivory and subsequent success. Ecological Entomology 22:433-439
- Kareiva P (1983) Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. In: Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press, New York, pp 259-289
- Karuppaiah V, Sujayanad GK (2012) Impact of climate change on population dynamics of insect pests. World Journal of Agricultural Sciences 8:240-246
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends in Ecology and Evolution 17:164-170
- Kelty MJ (2006) The role of species mixtures in plantation forestry. Forest Ecology and Management 233:195-204

- Kemp WP, Simmons GA (1978) The influence of stand factors on parasitism of spruce budworm eggs by *Trichogramma minutum*. *Environmental Entomology* 7:685-688
- Kemp WP, Simmons GA (1979) Influence of stand factors on survival of early instar spruce budworm. *Environmental Entomology* 8:993-996
- Kenis M, Auger-Rozenberg MA, Roques A, Timms L, Péré C, Cock MJ, Settele J, Augustin S, Lopez-Vaamonde C (2009) Ecological effects of invasive alien insects. In: *Ecological impacts of non-native invertebrates and fungi on terrestrial ecosystems*. Springer, Netherlands, pp 21-45
- Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JM, Tilman D, Reich P (2002) Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417:636-638
- Kirwan L, Lüscher A, Sebastià MT, Finn JA, Collins RP, Porqueddu C, Helgadóttir A, Baadshaug OH, Brophy C, Coran C, Dalmannsdóttir S, Delgado I, Elgersma A, Fothergill M, Frankow-Lindberg BE, Golinski P, Grieu P, Gustavsson AM, Höglind M, Huguenin-Elie O, Iliadis C, Jørgensen M, Kadziulienė Z, Karyotis T, Lunnan T, Malengier M, Maltoni S, Meyer V, Nyfeler D, Nykanen-Kurki P, Parente J, Smit HJ, Thumm U, Connolly J (2007) Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology* 95:530-539
- Kirwan L, Connolly J, Finn JA, Brophy C, Lüscher A, Nyfeler D, Sebastia MT (2009) Diversity-interaction modeling: estimating contributions of species identities and interactions to ecosystem function. *Ecology* 90:2032-2038
- Knops JMH, Tilman D, Haddad NM, Naeem S, Mitchell CE, Haarstad J, Ritchie ME, Howe KM, Reich PB, Siemann E, Groth J (1999) Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* 2:286-293
- Kolström M, Lindner M, Vilén T, Maroschek M, Seidl R, Lexer MJ, Netherer S, Kremer A, Delzon S, Barbati A (2011) Reviewing the science and implementation of climate change adaptation measures in European forestry. *Forests* 2:961-982
- Koricheva J, Vehviläinen H, Riihimäki J, Ruohomäki K, Kaitaniemi P, Ranta H (2006) Diversification of tree stands as a means to manage pests and diseases in boreal forests: myth or reality? *Canadian Journal of Forest Research* 36:324-336
- Kruess A, Eber S, Kluth S, Tschardt T (2004) Plant-insect-pathogen interactions on local and regional scales. In: *Insects and Ecosystem Function*. Springer Berlin, Heidelberg, pp 155-173
- Larrieu L (2014) Les dendro-microhabitats: facteurs clés de leur occurrence dans les peuplements forestiers, impact de la gestion et relations avec la biodiversité taxonomique. Thèse de doctorat, Institut National Polytechnique de Toulouse

- Lawton JH, Brown VK (1994) Redundancy in ecosystems. In: Biodiversity and ecosystem function. Springer Berlin, Heidelberg, pp 255-270
- Lei P, Scherer-Lorenzen M, Bauhus J (2012) The effect of tree species diversity on fine-root production in a young temperate forest. *Oecologia* 169:1105-1115
- Letourneau DK, Dyer LA (1998) Experimental test in lowland tropical forest shows top-down effects through four trophic levels. *Ecology* 79:1678-1687
- Letourneau DK, Armbrrecht I, Rivera BS, Lerma JM, Carmona EJ, Daza MC, Escobar S, Galindo V, Gutiérrez C, López SD (2011) Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications* 21:9-21
- Leuschner C, Jungkunst HF, Fleck S (2009) Functional role of forest diversity: pros and cons of synthetic stands and across-site comparisons in established forests. *Basic and Applied Ecology* 10:1-9
- Liebholt AM, McCullough DG, Blackburn LM, Frankel SJ, Von Holle B, Aukema JE (2013) A highly aggregated geographical distribution of forest pest invasions in the USA. *Diversity and Distributions* 19:1208-1216
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolström M, Lexer MJ, Marchetti M (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259:698-709
- Logan JA, Regniere J, Powell JA (2003) Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1:130-137
- Loreau M, Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72-76
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294:804-808
- Loreau M (2010) Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:49-60
- Machial LA, Lindgren BS, Aukema BH (2012) The role of vision in the host orientation behaviour of *Hylobius warreni*. *Agricultural and Forest Entomology* 14:286-294
- Maltoni A, Mariotti B, Tani A (2012) Case study of a new method for the classification and analysis of *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu damage to young chestnut sprouts. *iForest-Biogeosciences and Forestry* 5:50-59
- Maron JL, Vilá M (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95:361-373

- Marquis RJ, Whelan CJ (1994) Insectivorous Birds Increase Growth of White Oak through Consumption of Leaf-Chewing Insects. *Ecology* 75:2007-2014
- Mattson Jr WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:119-161
- Mayhew PJ (1997) Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos* 79:417-428
- McCann KS (2000) The diversity-stability debate. *Nature* 405:228-233
- McClure MS, Andreadis TG, Lacy GH (1982) Manipulating orchard ground cover to reduce invasion by leafhopper vectors of peach X-disease. *Journal of Economic Entomology* 75:64-68
- Mckone MJ, Mclauchlan KK, Lebrun EG, McCall AC (2001) An edge effect caused by adult corn-rootworm beetles on sunflowers in tallgrass prairie remnants. *Conservation Biology* 15:1315-1324
- Meiners T, Hacker NK, Anderson P, Hilker M (2005) Response of the elm leaf beetle to host plants induced by oviposition and feeding: the infestation rate matters. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 115:171-177
- Millenium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, DC
- Miller A, Rusnock P (1993) The rise and fall of the silvicultural hypothesis in spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) management in eastern Canada. *Forest Ecology and Management* 61:171-189
- Mitchell CE, Power AG (2003) Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421:625-627
- Mölder A, Bernhardt-Römermann M, Schmidt W (2006) Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): first results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity. *Waldökologie online* 3:83-99
- Morath S (2013) Effects of tree species diversity on insect herbivory. Thèse de doctorat, Université de Londres
- Moriya S, Shiga M, Adachi I (2003) Classical biological control of the chestnut gall wasp in Japan. In: Proceedings of the first international symposium on biological control of arthropods. Honolulu, Hawaii, 14-18 January 2002, pp 407-415
- Mulder CPH, Bazeley-White E, Dimitrakopoulos PG, Hector A, Scherer-Lorenzen M, Schmid B (2004) Species evenness and productivity in experimental plant communities. *Oikos* 107:50-63

- Müller CB, Brodeur J (2002) Intraguild predation in biological control and conservation biology. *Biological Control* 25:216-223
- Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62
- Musolin DL (2007) Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change. *Global Change Biology* 13:1565-1585
- Nadrowski K, Wirth C, Scherer-Lorenzen M (2010) Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2:75-79
- Naeem S (2002) Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. *Ecology* 83:1537-1552
- Nageleisen LM, Bouget C (2009) Forest insect studies: methods and techniques. Key considerations for standardization. An overview of the reflections of the « Environmental Forest Inventories » working group (Inv. Ent. For.). *Les Dossiers Forestiers* n°19, Office National des Forêts, 144 p.
- Netherer S, Schopf A (2010) Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests - General aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management* 259:831-838
- Nickmans H, Verheyen K, Guiz J, Jonard M, Ponette Q (2015) Effects of neighbourhood identity and diversity on the foliar nutrition of sessile oak and beech. *Forest Ecology and Management* 335:108-117
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2013) *vegan*: Community Ecology Package. *R* package version 2.0-10
- Oliver CD, Larson BC (1996) *Forest stand dynamics*. Wiley, New York, 467 pp
- Östman Ö, Ives AR (2003) Scale-dependent indirect interactions between two prey species through a shared predator. *Oikos* 102:505-514
- Otway SJ, Hector A, Lawton JH (2005) Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of Animal Ecology* 74:234-240
- Ozanne CMP, Speight MR, Hamblen C, Evans HF (2000) Isolated trees and forest patches: patterns in canopy arthropod abundance and diversity in *Pinus sylvestris* (Scots Pine). *Forest Ecology and Management* 137:53-63
- Pacala S, Kinzig AP (2002) Introduction to theory and the common ecosystem model. In: *The functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions*. Princeton University Press, Princeton, pp 169-174

- Panzavolta T, Bernardo U, Bracalini M, Cascone P, Croci F, Gebiola M, Iodice L, Tiberi R, Guerrieri E (2013) Native parasitoids associated with *Dryocosmus kuriphilus* in Tuscany, Italy. *Bulletin of Insectology* 66:195-201
- Paquette A, Messier C (2011) The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography* 20:170-180
- Pearse IS, Hipp AL (2014) Native plant diversity increases herbivory to non-natives. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:1-6
- Plath M, Dorn S, Riedel J, Barrios H, Mody K (2012) Associational resistance and associational susceptibility: specialist herbivores show contrasting responses to tree stand diversification. *Oecologia* 169:477-487
- Podani J (1999) Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon* 48:331-340
- Polis GA, Myers CA, Holt RD (1989) The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:297-330
- Pollastrini M, Feducci M, Bonal D, Fotelli M, Gessler A, Grossiord G, Guyot V, Jactel H, Nguyen D, Radoglou K, Bussotti F. Physiological significance of forest tree defoliation: results from a survey in a mixed forest in Tuscany (Central Italy). *submitted to Forest Ecology and Management*
- Potvin C, Mancilla L, Buchmann N, Monteza J, Moore T, Murphy M, Oelmann Y, Scherer-Lorenzen M, Turner BL, Wilcke W (2011) An ecosystem approach to biodiversity effects: Carbon pools in a tropical tree plantation. *Forest Ecology and Management* 261:1614-1624
- Pretzsch H (2005) Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots. In: *Forest diversity and function: Temperate and boreal systems*. Springer Berlin, Heidelberg, pp 41-64
- Prokopy RJ, Owens ED (1978) Visual generalist with visual specialist phytophagous insects: host selection behaviour and application to management. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 24:609-620
- Prokopy RJ, Owens ED (1983) Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 28:337-364
- Prospero S, Forster B (2011) Chestnut gall wasp (*Dryocosmus kuriphilus*) infestations: new opportunities for the chestnut blight fungus *Cryphonectria parasitica*. *New Disease Reports* 23:35
- Pryke JS, Samways MJ (2011) Conservation management of complex natural forest and plantation edge effects. *Landscape Ecology* 27:73-85

- Pyke GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:523-575
- Quacchia A, Moriya S, Bosio G, Scapin I, Alma A (2008) Rearing, release and settlement prospect in Italy of *Torymus sinensis*, the biological control agent of the chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus*. *BioControl* 53:829-839
- Quacchia A, Ferracini C, Nicholls JA, Piazza E, Saladini MA, Tota F, Melika G, Alma A (2013) Chalcid parasitoid community associated with the invading pest *Dryocosmus kuriphilus* in north-western Italy. *Insect Conservation and Diversity* 6:114-123
- R Core Team (2014) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Ray C, Hastings A (1996) Density dependence: are we searching at the wrong spatial scale? *Journal of Animal Ecology* 65:556-566
- Raymond L, Plantegenest M, Gauffre B, Sarthou JP, Vialatte A (2013) Lack of genetic differentiation between contrasted overwintering strategies of a major pest predator *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae): implications for biocontrol. *PLoS ONE* 8:e72997
- Raymond L, Ortiz-Martinez S, Lavandero B (2015) Temporal variability of aphid biological control in contrasting landscape contexts. *Biological Control* 90:148-156
- Ray-Mukherjee J, Nimon K, Mukherjee S, Morris DW, Slotow R, Hamer M (2014) Using commonality analysis in multiple regressions: a tool to decompose regression effects in the face of multicollinearity. *Methods in Ecology and Evolution* 5:320-328
- Réglolini M, Castagnérol B, Dulaurent-Mercadal AM, Piou D, Samalens JC, Jactel H (2014) Effect of host tree density and apparency on the probability of attack by the pine processionary moth. *Forest Ecology and Management* 334:185-192
- Richardson DM, Holmes PM, Esler KJ, Galatowitsch SM, Stromberg JC, Kirkman SP, Pysek P, Hobbs RJ (2007) Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions* 13:126-139
- Ries L, Fletcher Jr RJ, Battin J, Sisk TD (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35:491-522
- Rigot T, van Halder I, Jactel H (2014) Landscape diversity slows the spread of an invasive forest pest species. *Ecography* 37:1-11
- Riihimäki J, Kaitaniemi P, Koricheva J, Vehviläinen H (2005) Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia* 142:90-97

- Rochat D, Desouhant E, Menu F (2013) Exploitation de la plante hôte pour l'alimentation et la reproduction. In: Interactions insectes-plantes. IRD et QUAE éditions, France, pp 263-270
- Rodríguez-Castañeda G (2013) The world and its shades of green: a meta-analysis on trophic cascades across temperature and precipitation gradients. *Global Ecology and Biogeography* 22:118-130
- Roitberg BD (1985) Search dynamics in fruit-parasitic insects. *Journal of Insect Physiology* 31:865-872
- Root RB (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95-124
- Roschewitz I, Hücker M, Tschamntke T, Thies C (2005) The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 108:218-227
- Rosenheim JA, Wilhoit LR, Armer CA (1993) Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia* 96:439-449
- RSSDF (Réseau Systématique de Suivi des Dommages Forestiers) (2011) Manuel de notation des dommages forestiers (symptômes, causes, état des cimes). Document de travail, Département de la Santé des Forêts, 49 pp
- Russell EP (1989) Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental Entomology* 18:590-599
- Samalens JC, Rossi JP, Guyon D, Van Halder I, Menassieu P, Piou D, Jactel H (2007) Adaptive roadside sampling for bark beetle damage assessment. *Forest Ecology and Management* 253:177-187
- Samalens JC (2009) Stratégies d'échantillonnage des dommages forestiers à l'échelle du paysage: application aux forêts cultivées de pin maritime (*Pinus pinaster*, Aït.). Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1
- Sanders D, Nickel H, Grützner T, Platner C (2008) Habitat structure mediates top-down effects of spiders and ants on herbivores. *Basic and Applied Ecology* 9:152-160
- Santi F, Maini S (2011) New association between *Dryocosmus kuriphilus* and *Torymus flavipes* in chestnut trees in the Bologna area (Italy): first results. *Bulletin of Insectology* 64:275-278
- Schellhorn NA, Bianchi FJJA, Hsu CL (2014) Movement of entomophagous arthropods in agricultural landscapes: links to pest suppression. *Annual Review of Entomology* 59:559-581

- Schellhorn NA, Andow DA (2005) Response of coccinellids to their aphid prey at different spatial scales. *Population Ecology* 47:71-76
- Scherber C, Eisenhauer N, Weisser WW, Schmid B, Voigt W, Fischer M, Schulze ED, Roscher C, Weigelt A, Allan E (2010) Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468:553-556
- Scherer-Lorenzen M, Körner C, Schulze ED (2005a) Forest diversity and function: Temperate and boreal systems. Springer Berlin, Heidelberg, 399 pp
- Scherer-Lorenzen M, Körner C, Schulze ED (2005c) The functional significance of forest diversity: a synthesis. In: Forest diversity and function: Temperate and boreal systems. Springer Berlin, Heidelberg, pp 377-389.
- Scherer-Lorenzen M, Potvin C, Koricheva J, Schmid B, Hector A, Bornik Z, Reynolds G, Schulze ED (2005b) The design of experimental tree plantations for functional biodiversity research. In: Forest diversity and function: Temperate and boreal systems. Springer Berlin, Heidelberg, pp 347-376
- Scherer-Lorenzen M, Schulze ED, Don A, Schumacher J, Weller E (2007) Exploring the functional significance of forest diversity: a new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9:53-70
- Schmid B, Hector A, Huston MA, Inchausti P, Nijs I, Leadley PW, Tilman D (2002) The design and analysis of biodiversity experiments. In: Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford University Press, Oxford, pp 61-75
- Schroeder LM, Lindelöw Å (2002) Attacks on living spruce trees by the bark beetle *Ips typographus* (Col. Scolytidae) following a storm-felling: a comparison between stands with and without removal of wind-felled trees. *Agricultural and Forest Entomology* 4:47-56
- Schuldt A, Baruffol M, Böhnke M, Bruelheide H, Härdtle W, Lang AC, Nadrowski K, Von Oheimb G, Voigt W, Zhou H (2010) Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology* 98:917-926
- Schuldt A, Both S, Bruelheide H, Härdtle W, Schmid B, Zhou H, Assmann T (2011) Predator diversity and abundance provide little support for the enemies hypothesis in forests of high tree diversity. *PLoS ONE* 6:e22905
- Schuldt A, Bruelheide H, Durka W, Eichenberg D, Fischer M, Kröber W, Härdtle W, Ma K, Michalski SG, Palm WU (2012) Plant traits affecting herbivory on tree recruits in highly diverse subtropical forests. *Ecology Letters* 15:732-739
- Schuldt A, Assmann T, Bruelheide H, Durka W, Eichenberg D, Härdtle W, Kröber W, Michalski SG, Purschke O (2014) Functional and phylogenetic diversity of woody plants drive herbivory in a highly diverse forest. *New Phytologist* 202:864-873

- Schulze ED, Luyssaert S, Ciais P, Freibauer A, Janssens IA, Soussana JF, Smith P, Grace J, Levin I, Thiruchittampalam B (2009) Importance of methane and nitrous oxide for Europe's terrestrial greenhouse-gas balance. *Nature Geoscience* 2:842-850
- Schulze E-D, Körner C, Law BE, Haberl H, Luyssaert S (2012) Large-scale bioenergy from additional harvest of forest biomass is neither sustainable nor greenhouse gas neutral. *GCB Bioenergy* 4:611-616
- Seidling W, Sanders S, Akselsson C, Cools N, De Marco A, de Vos B, de Vries W, Etzold S, Ferretti M, Fischer F, Giordani P, Graf Pannatier E, Hansen K, Jonard M, Marchetto A, Nevenic R, Rautio P, Reinds G, Skudnik M, Solberg S, Martinez Suz L, Ukonmaanaho L, Vanguelova E, Veresoglou S, Waldner P, Wattel-Koekkoek E, Žlindra D, Fischer R (2013) The condition of forests in Europe. Executive report, ICP Forests, Thünen, 40 pp
- Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17:170-176
- Sheehan W (1986) Response by specialist and generalist natural enemies to agroecosystem diversification: a selective review. *Environmental Entomology* 15:456-461
- Sholes OD (2008) Effects of associational resistance and host density on woodland insect herbivores. *Journal of Animal Ecology* 77:16-23
- Snyder WE, Ives AR (2003) Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology* 84:91-107
- Sobek S, Goßner, Martin M, Scherber C, Stefan-Edewenter I, Tschardt T (2009b) Tree diversity drives abundance and spatiotemporal β -diversity of true bugs (Heteroptera). *Ecological Entomology* 34:772-782
- Sobek S, Scherber C, Steffan-Dewenter I, Tschardt T (2009a) Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia* 160:279-288
- Solan M, Godbold JA, Symstad A, Flynn DF, Bunker DE (2009) Biodiversity-ecosystem function research and biodiversity futures: early bird catches the worm or a day late and a dollar short. *Biodiversity, Ecosystem Functioning and Human Wellbeing*. Oxford University Press, Oxford 30-45
- Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (2007) IPCC. Climate change 2007: The physical science basis. Summary for policymakers. *Agenda* 6:1-18
- Srivastava DS, Vellend M (2005) Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36:267-294

- Städler E, Hilker M, Meiners T (2002) Plant chemical cues important for egg deposition by herbivorous insects. In: Chemoecology of insect eggs and egg deposition. Wiley-Blackwell, Oxford, pp 171-204
- Stange EE, Ayres MP (2010) Climate change impacts: Insects. In: Encyclopedia of Life Sciences. Wiley, Chichester, ? pp
- Tahvanainen JO, Root RB (1972) The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10:321-346
- Tasin M, Bäckman AC, Bengtsson M, Ioriatti C, Witzgall P (2006) Essential host plant cues in the grapevine moth. *Naturwissenschaften* 93:141-144
- Thackeray SJ, Sparks TH, Frederiksen M, Burthe S, Bacon PJ, Bell JR, Botham MS, Brereton TM, Bright PW, Carvalho L (2010) Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology* 16:3304-3313
- Thies C, Steffan-Dewenter I, Tscharnkte T (2003) Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101:18-25
- Thomas CD, Bodsworth EJ, Wilson RJ, Simmons AD, Davies ZG, Musche M, Conradt L (2001) Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* 411:577-581
- Thompson I, Mackey B, McNulty S, Mosseler A (2009) Forest resilience, biodiversity, and climate change. In: A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, Technical Series 43:1-67
- Thompson JN, Pellmyr O (1991) Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* 36:65-89
- Thompson JN (1999) The evolution of species interactions. *Science* 284:2116-2118
- Tilman D, Wedin D, Knops J (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379:718-720
- Tilman D, Lehman CL, Thomson KT (1997) Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94:1857-1861
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474

- Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:10854-10861
- Tscharntke T, Brandl R (2004) Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review in Entomology* 49:405-430
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C (2005a) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters* 8:857-874
- Tscharntke T, Rand TA, Bianchi FJ (2005b) The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* 42:421-432
- Turnbull LA, Levine JM, Loreau M, Hector A (2013) Coexistence, niches and biodiversity effects on ecosystem functioning. *Ecology Letters* 16:116-127
- Ulyshen MD (2011) Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology and Management* 261:1479-1489
- Underwood N, Inouye BD, Hambäck PA (2014) A conceptual framework for associational effects: when do neighbors matter and how would we know? *The Quarterly Review of Biology* 89:1-19
- Unsicker SB, Oswald A, Köhler G, Weisser WW (2008) Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore. *Oecologia* 156:313-324
- van der Plas F, Manning P, Allan E, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Wirth C, Zavala MA, Hector A, Ampoorter E, Baeten L, Barbaro L, Bauhus J, Benavides R, Benneter A, Berthold F, Bonal D, Bouriaud O, Bruelheide H, Bussotti F, Carnol M, Castagneyrol B, Charbonnier Y, Coomes D, Coppi A, Bastias CC, Dawud SM, De Wandeler H, Domisch T, Finér L, Gessler A, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Joly FX, Jucker T, Koricheva J, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Pollastrini M, Raulund-Rasmussen K, Selvi F, Stenlid J, Valladares F, Vesterdal L, Zielinski D, Fischer M. « Jack-of-all-trades » effects drive biodiversity-ecosystem multifunctionality relationships. *in preparation*
- van Halder I, Barbaro L, Jactel H (2011) Conserving butterflies in fragmented plantation forests: are edge and interior habitats equally important? *Journal of Insect Conservation* 15:591-601
- Vanhanen H, Veteli TO, Paivinen S, Kellomaki S, Niemela P (2007) Climate change and range shifts in two insect defoliators: Gypsy moth and nun moth - A model study. *Silva Fennica* 41:621-638

- Vehviläinen H, Koricheva J (2006) Moose and vole browsing patterns in experimentally assembled pure and mixed forest stands. *Ecography* 29:497-506
- Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K, Johansson T, Valkonen S (2006) Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. *Basic and Applied Ecology* 7:1-11
- Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K (2007) Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* 152:287-298
- Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K (2008) Effects of stand tree species composition and diversity on abundance of predatory arthropods. *Oikos* 117:935-943
- Veres A, Petit S, Conord C, Lavigne C (2013) Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166:110-117
- Verheyen K, Ceunen K, Ampoorter E, Baeten L, Bosman B, Branquart E, Carnol M, De Wandeler H, Grégoire JC, Lhoir P (2013) Assessment of the functional role of tree diversity: the multi-site FORBIO experiment. *Plant Ecology and Evolution* 146:26-35
- Vialatte A, Bailey RI, Vasseur C, Matocq A, Gossner MM, Everhart D, Vitrac X, Belhadj A, Ernoult A, Prinzing A (2010) Phylogenetic isolation of host trees affects assembly of local Heteroptera communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277:2227-2236
- Vilà M, Vayreda J, Gracia C, Ibáñez JJ (2003) Does tree diversity increase wood production in pine forests? *Oecologia* 135:299-303
- Vilà M, Vayreda J, Gracia C, Ibáñez J (2004) Biodiversity correlates with regional patterns of forest litter pools. *Oecologia* 139:641-646
- Vilà M, Inchausti P, Vayreda J, Barrantes O, Gracia C, Ibáñez JJ, Mata T (2005) Confounding factors in the observational productivity-diversity relationship in forests. In: *Forest diversity and function: Temperate and boreal systems*. Springer Berlin, Heidelberg, pp 65-86
- Vilà M, Vayreda J, Comas L, Ibáñez JJ, Mata T, Obón B (2007) Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* 10:241-250
- Visser JH (1986) Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 31:121-144
- Vodka Š, Cizek L (2013) The effects of edge-interior and understorey-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. *Forest Ecology and Management* 304:33-41

- Volney WJ, Fleming RA (2000) Climate change and impacts of boreal forest insects. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 82:283-294
- Ward NL, Masters GJ (2007) Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores. *Global Change Biology* 13:1605-1615
- Wermelinger B, Flückiger PF, Obrist MK, Duelli P (2007) Horizontal and vertical distribution of saproxylic beetles (Col., Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) across sections of forest edges. *Journal of Applied Entomology* 131:104-114
- White JA, Whitham TG (2000) Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* 81:1795-1803
- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28:453-470
- Williamson M, Fitter A (1996) The varying success of invaders. *Ecology* 77:1661-1666
- Wilsey BJ, Polley HW (2002) Reductions in grassland species evenness increase dicot seedling invasion and spittle bug infestation. *Ecology Letters* 5:676-684
- Wood DL (1982) The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annual Review of Entomology* 27:411-446
- Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96:1463-1468
- Yamamura K (2002) Biodiversity and stability of herbivore populations: influences of the spatial sparseness of food plants. *Population Ecology* 44:33-40
- Yguel B, Bailey R, Tosh ND, Vialatte A, Vasseur C, Vitrac X, Jean F, Prinzing A (2011) Phytophagy on phylogenetically isolated trees: why hosts should escape their relatives. *Ecology Letters* 14:1117-1124
- Zhang A, Linn Jr C, Wright S, Prokopy R, Reissig W, Roelofs W (1999) Identification of a new blend of apple volatiles attractive to the apple maggot, *Rhagoletis pomonella*. *Journal of Chemical Ecology* 25:1221-1232
- Zhang QH, Schlyter F (2004) Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology* 6:1-20
- Zhang Y, Adams J (2011) Top-down control of herbivores varies with ecosystem types. *Journal of Ecology* 99:370-372
- Zhang Y, Chen HY, Reich PB (2012) Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology* 100:742-749

Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1:3-14

ANNEXES

Annexe 1

Article paru dans Le Cahier des Techniques de l'INRA

Sélection de placettes forestières à l'échelle d'un territoire : complémentarité entre système d'information géographique¹ et approches sur le terrain

Laurent Burnel², Guillaume Gauthier³, Jérôme Willm⁴,
Wilfried Heintz⁵, Virginie Guyot⁶

Résumé. Étudier le fonctionnement des écosystèmes requiert l'utilisation d'un échantillon suffisamment représentatif pour mettre en évidence des patrons généraux. Travailler à l'échelle d'un territoire de plusieurs milliers d'hectares devient alors intéressant mais coûteux en temps de préparation des placettes expérimentales *in situ*. Le système d'information géographique (SIG), de plus en plus utilisé en appui aux travaux menés en écologie, peut alors devenir un outil indispensable pour le travail en amont des relevés sur le terrain. A partir d'un cas d'étude où l'objectif expérimental était de sélectionner des placettes forestières selon quatre modalités écologiques, cet article présente la complémentarité entre l'utilisation d'un SIG et la prospection sur le terrain afin de minimiser les coûts de préparation de l'échantillon de placettes forestières souhaitées.

Mots-clé : SIG, terrain, territoire, placettes forestières, biodiversité, échantillonnage

Introduction

Contexte scientifique

Le bon fonctionnement des écosystèmes repose principalement sur la diversité biologique qui les compose. Cette biodiversité est le support de nombreux services dont peuvent profiter les populations humaines (Altieri, 1999). L'une des principales difficultés pour l'homme est de protéger sa production (agricole ou forestière) des attaques d'insectes herbivores pouvant être à l'origine d'importantes pertes économiques. Dans le milieu forestier, les travaux menés sur la question des services de régulation des herbivores via la diversité des arbres ont été nombreux. Par exemple, une méta-analyse rassemblant 119 cas d'études scientifiques sur une période de 40 ans (1966-2006) a montré que dans 80% des cas, la diversification des essences induit une réduction des dégâts de certains insectes phytophages (Jactel et Brockerhoff 2007).

Contexte technique

Pour étudier la relation entre biodiversité et services écosystémiques, il est favorable de travailler sur un échantillon réparti à l'échelle d'un territoire. Ainsi, les patrons généraux du fonctionnement des écosystèmes peuvent être plus facilement mis en évidence. Cependant, dans le cadre d'une expérimentation, le travail de préparation des zones d'échantillonnage peut être long et coûteux lorsque l'on travaille en milieu semi-naturel tel

¹ Le système d'information géographique (SIG) est un système d'information permettant de créer, d'organiser et de présenter des données alphanumériques spatialement référencées, autrement dit géoréférencées, ainsi que de produire des plans et des cartes.

^{2, 3, 4, 5, 6} INRA UMR 1201- DYNAFOR, 24, chemin de Borde Rouge, Auzeville, CS 52627 F- 31326 Castanet-Tolosan, France ;
laurent.burnel@toulouse.inra.fr

que la forêt. L'utilisation d'un système d'information géographique (SIG) en parallèle de la description sur le terrain permet d'adapter les moyens humains et techniques aux besoins scientifiques.

Plan expérimental et site d'étude

Cet article propose d'illustrer l'intérêt d'associer les approches du SIG et du terrain à travers une étude sur les services de régulation des insectes herbivores rendus par la diversité des arbres avoisinants un chêne hôte et selon la position de celui-ci dans la forêt. En effet, des différences entre la lisière et l'intérieur du bois sont attendues étant donné les modes de gestion ou les facteurs biotiques et abiotiques pouvant diverger entre ces deux zones (Alignier, 2010).

Afin de répondre aux questions scientifiques posées, il était nécessaire que l'échantillon contienne un nombre suffisant de bois anciens, représentatifs des situations rencontrées dans ces paysages agriforestiers. La surface des bois devait être assez importante pour présenter une lisière et un intérieur de bois distincts (**Figure 1**). Les bois étudiés devaient également accueillir des placettes forestières monospécifiques (chêne cible uniquement) et plurispécifiques (comprenant plusieurs essences d'arbres). Afin de répondre aux exigences des tests statistiques ultérieurs, il était impératif que l'échantillon final soit composé d'une trentaine de placettes de chaque modalité du plan expérimental. De plus, pour effectuer la comparaison lisière-intérieur de bois, les placettes devaient être les moins dissemblables possibles en termes de structure et de composition arborescente. Il était alors indispensable d'obtenir un pré-échantillon équivalent à 2 fois le nombre de placettes prévues pour ensuite constituer des couples adéquats selon les exigences de l'étude. Un total d'environ 250 placettes a alors été recherché.

Ce travail expérimental s'est déroulé sur l'un des sites ateliers de l'UMR Dynafor, au Sud-Ouest de Toulouse, dans les vallées et coteaux de Gascogne. Il se différencie par un type particulier de paysage agriforestier représenté par une mosaïque de terres en culture juxtaposées à des formations boisées (**Figure 2**). Les forêts présentes dans les paysages agriforestiers ont été peu étudiées jusqu'à présent. Petites, fragmentées, souvent très anciennes et morcelées au fil du temps, elles sont à l'image de 40% de la forêt française métropolitaine (Andrieu, 2013).

Figures 1 et 2 page suivante

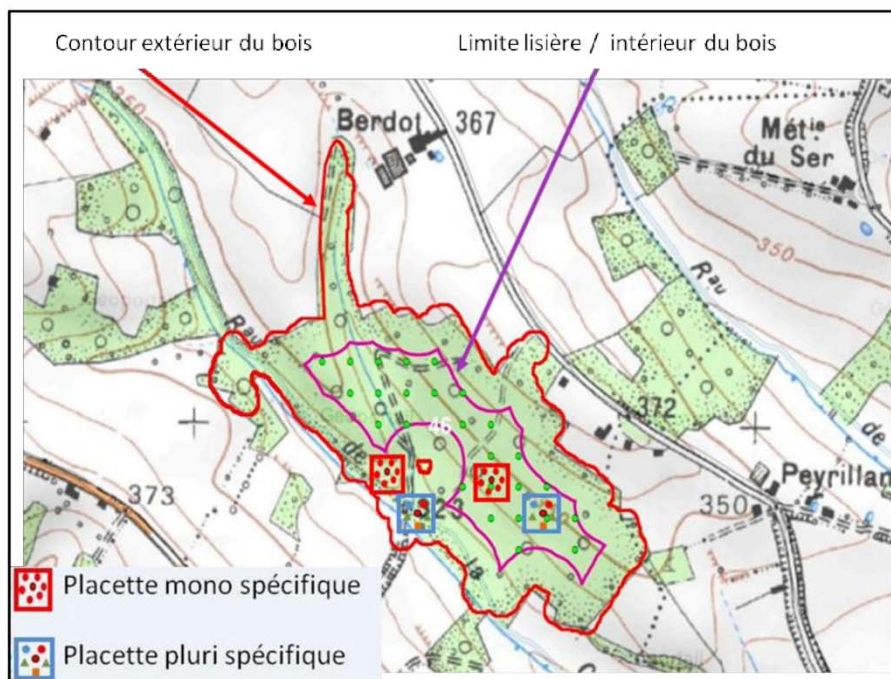


Figure 1. Exemple d'un bois avec localisation des placettes positionnées en lisière et à l'intérieur du bois.



Figure 2. Exemple de vue d'un paysage agriforestier sur le site atelier des vallées et coteaux de Gascogne
(Photographie Jérôme Willm)

Cet article présente les différentes étapes (**Figure 3**) de ce travail de sélection des bois et des placettes forestières dans un paysage agriforestier. L'outil SIG complété par les visites de terrain a permis d'obtenir l'échantillon souhaité dans des temps raisonnables. Un bilan homme/jour a été dressé afin de mettre en évidence le gain de temps apporté par le SIG.

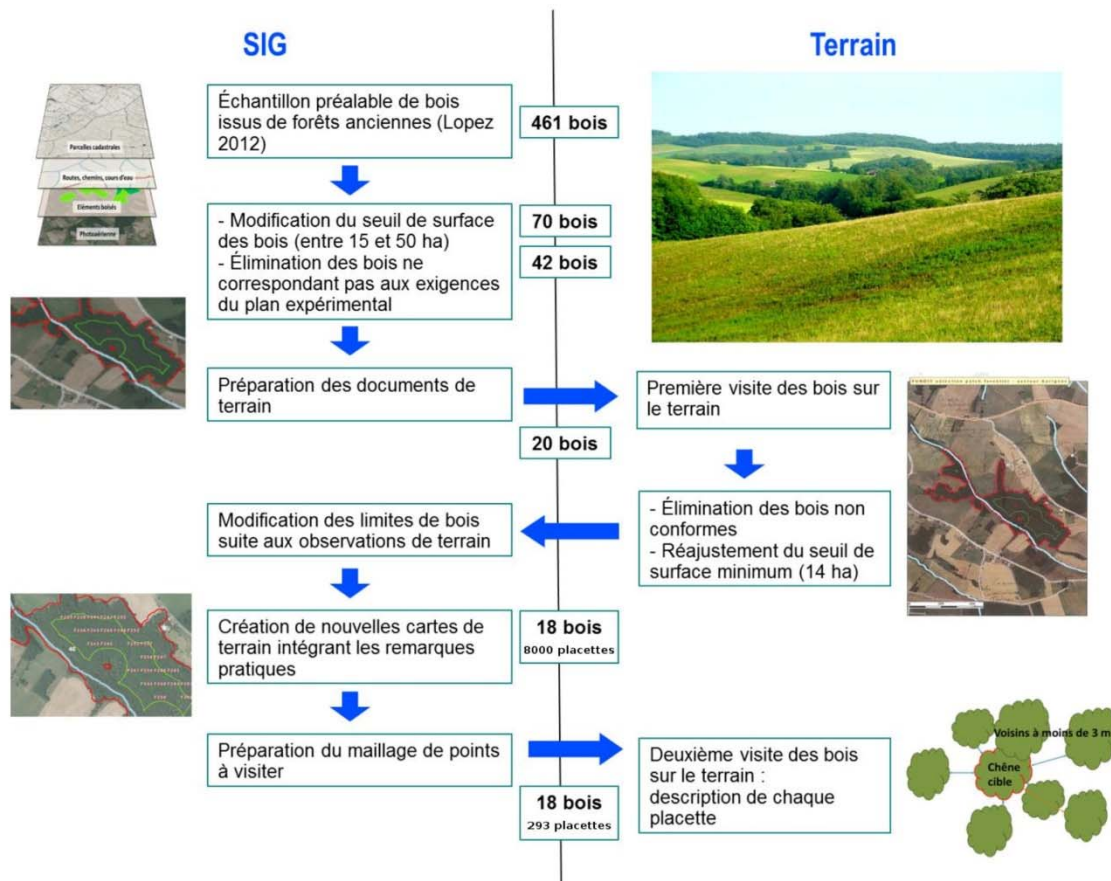


Figure 3. Schéma récapitulatif des différentes étapes du processus d'échantillonnage, entre travail sur SIG et prospections sur le terrain (photographie Wilfried Heintz)

Description des étapes de sélection combinant les 2 approches méthodologiques

Pour appréhender la diversité et la complexité des situations rencontrées dans ces petites forêts hétérogènes, le protocole prévoyait initialement trois secteurs d'études circulaires distincts déjà connus de notre UMR pour d'autres études (**Figure 4**) : un dans le Gers et deux en Haute Garonne dans les secteurs de Lamothe et d'Aurignac. Chacun d'une surface de 217,84 km² et d'un rayon de prospection d'environ 8 km, ils se différencient par leur taux de boisement et le niveau d'isolement des forêts qui les constituent.

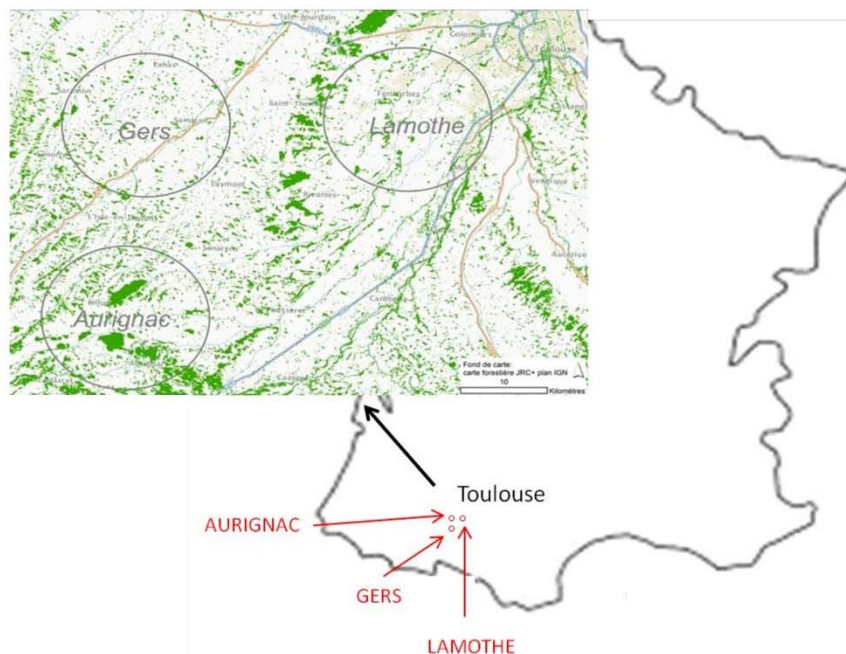


Figure 3. Localisation géographique des trois secteurs d'étude. Chaque secteur est délimité par un cercle gris.
Les surfaces boisées sont représentées en vert.

1. Echantillon de bois disponibles et sélection dans le SIG

Le SIG nous permet dans un premier temps de sélectionner des bois adaptés aux exigences de notre étude, puis de préparer les supports pour l'étape de terrain.

La sélection des bois dans le SIG se fait sur plusieurs critères présentés chronologiquement ci-dessous, en utilisant le logiciel ArcGIS version 10.2 (ESRI 2012). Les données d'entrées sont représentées dans la **Figure 5**.

Recherche de forêts anciennes

Les cartes minutes d'Etat Major ont été réalisées au début du XIX^e siècle et sont fournies gratuitement par l'IGN (Institut national de l'information géographique et forestière) sous forme numérisées, mais non géoréférencées. Nous avons pu profiter du travail de digitalisation puis de géoréférencement réalisé au préalable sur ces trois sites géographiques pour un autre projet de recherche de l'UMR (Lopez, 2012 ; d'après la méthode développée par Favre et al., 2011).

Extraction des forêts anciennes toujours présentes à ce jour

Dans le but de récupérer les informations sur les forêts anciennes qui sont toujours présentes actuellement, le recoupement des forêts digitalisées sur les cartes minutes d'Etat Major géoréférencées et de la couche de végétation de la BD TOPO®³ (2010 pour la Haute Garonne et 2008 pour le Gers) a été effectué. Ainsi, seuls les polygones forestiers présents aux deux dates ont été extraits.

✎ Ces 2 étapes ont été réalisées dans le cadre d'un contrat à durée déterminée de 3 mois, démontrant l'investissement important nécessaire à ce travail préalable mais dont les données sont réutilisables pour d'autres projets. Au total, 2658 éléments boisés (forêts, arbres isolés, haies...) ont été digitalisés et parmi eux, on en retrouve 461 d'une surface supérieure à 0,8 ha (seuil en deçà duquel l'élément boisé concerné n'était pas considéré comme une forêt).

³ La BD TOPO® est la modélisation 3D du territoire français et de ses infrastructures avec les adresses. C'est une couche utilisée dans le SIG mise à disposition par l'IGN. On y retrouve plusieurs couches dont la végétation arborée (bois, haies...).

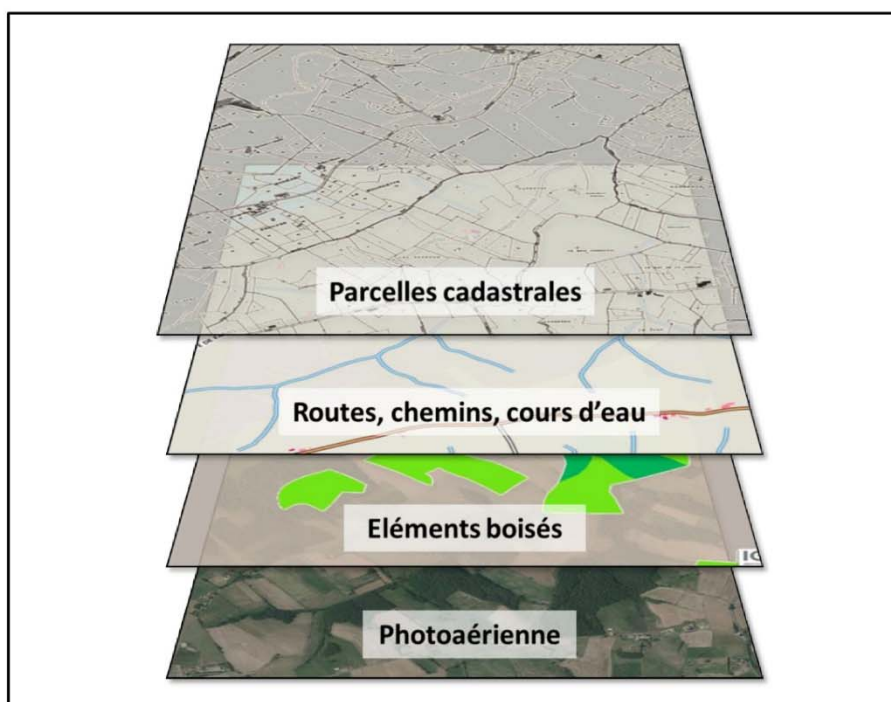


Figure 5. Schématisation des couches raster et vecteur utilisées pour les travaux dans le SIG et sur le terrain. Les photos aériennes correspondent à la BD ORTHO® et les éléments boisés sont tirés de la BD TOPO® fournis par l'IGN pour la Haute-Garonne (2010) et le Gers (2008).

Extraction des forêts d'une surface comprise entre 15 et 50 ha

Parmi les 461 éléments boisés extraits précédemment pour un autre projet, une nouvelle sélection est réalisée afin de retenir des bois d'une surface minimale de 15 ha pour s'assurer de la présence d'un milieu interne dans le bois (Alignier et al., 2013) et une surface maximale de 50 ha pour travailler sur un échantillon de bois homogène en terme de surface.

👉 70 bois sont ainsi retenus sur les trois secteurs d'étude.

Critères d'élimination des forêts ne correspondant pas aux exigences du plan expérimental

- Les forêts déboisées ou plantées le plus souvent en résineux, peupliers ou eucalyptus ne proposant majoritairement que des placettes monospécifiques.
- Les bois de forme trop découpée ou allongée qui ne permettaient pas d'obtenir ces deux «compartiments» lisière et intérieur de bois. Une sélection visuelle appuyée par trois indices de compacité (*PAR*, *SI* et *PFD*, voir Moser et al., 2002) a été effectuée. Les moyennes des indices calculées sur notre échantillon de bois ont été utilisées comme valeurs seuils.
- Les coupes récentes pour éviter les effets lisière au milieu du bois.

Certains bois ne répondaient que partiellement aux exigences mais ont été conservés en redessinant les contours pour ne garder que les parties aptes ayant une surface suffisante.

Ces critères ont principalement été appliqués par photo-interprétation, réalisée visuellement sur la BD ORTHO®⁴ de 2010 pour la Haute Garonne et de 2008 pour le Gers.

⁴ La BD ORTHO® est une collection de photographies aériennes numériques en couleur ou en infrarouge, rectifiées dans la projection adaptée au territoire couvert et mises à disposition par l'IGN.

✎ 42 bois sont à ce stade retenus sur les trois secteurs d'étude.

Préparation des documents pour le terrain

Sur photographie aérienne et à partir du contour de chaque bois (en rouge sur l'exemple **Figure 6**), trois compartiments ont été délimités : une zone «lisière» comprise entre 0 et 30 m depuis le contour du bois, une zone «milieu interne» du bois débutant à 60 m du contour du bois, et une zone «tampon» de 30 m fixée entre la lisière et l'intérieur. On peut également observer sur la **Figure 6** un polygone rouge correspondant à une partie non boisée à l'intérieur du bois. Un effet lisière apparaît autour de cette zone impliquant donc un recul du milieu interne du bois.

Le registre cadastral⁵ a été utilisé afin d'obtenir rapidement les adresses de chacun des propriétaires de bois. Ils ont ensuite été contactés par courrier postal pour demander l'autorisation d'intervenir dans leur forêt.

✎ 6 jours de travail d'une personne ont été nécessaires pour extraire les forêts comprises entre 15 et 50 hectares, appliquer les critères d'élimination et préparer les documents pour le terrain.

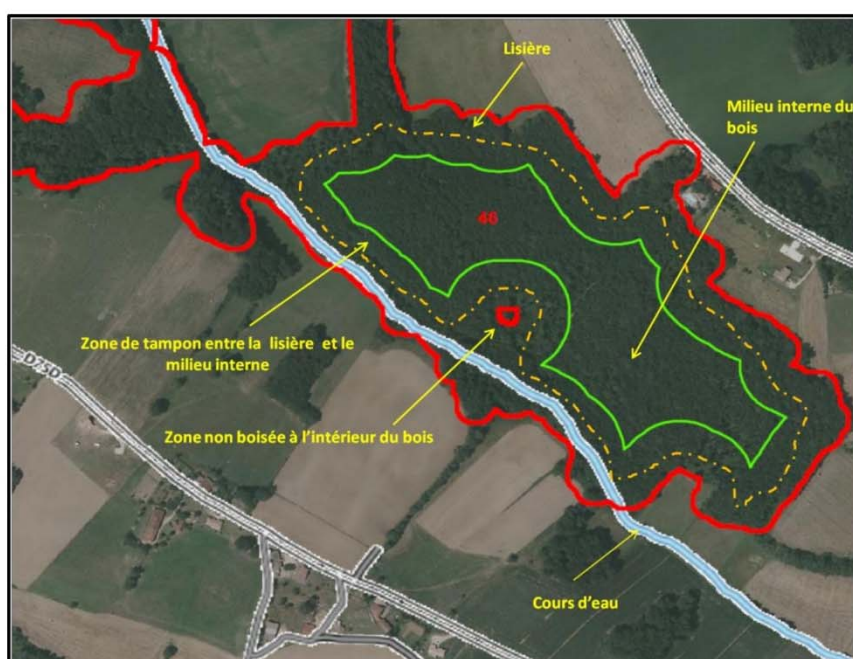


Figure 6. Exemple de la vue aérienne d'un bois présélectionné. La lisière est séparée du milieu interne du bois par une zone tampon. Une coupe claire à l'intérieur du bois impliquée induit un recul de la limite du milieu interne du bois

2. Première visite des bois

Il a ensuite été nécessaire de visiter ces bois pour vérifier s'ils pouvaient potentiellement contenir des situations monospécifiques ou plurispécifiques. Cette étape de validation a également permis de compléter les informations obtenues à l'aide du SIG. Un inventaire grossier des espèces forestières a été réalisé en lisière et milieu interne, sur arbres feuillés. Chaque bois a été parcouru suivant un cheminement pédestre couvrant l'ensemble du bois. Les déplacements ont été effectués en accordéon à l'intérieur du bois et de façon linéaire en lisière en suivant le

⁵ Le registre cadastral est un document d'enregistrement des propriétaires des parcelles du territoire français disponible auprès des hôtels des impôts et mairies.

contour du bois. Un GPS (Garmin GPSMAP 62s et 62st) a été utilisé afin de noter les éléments remarquables tels que les accès, chemins, coupes récentes, l'avis du propriétaire en cas de rencontre, etc. Cette première visite a permis de se rendre compte que l'un des trois secteurs d'étude ne présentait pas assez de bois comportant des situations à la fois plurispécifiques et monospécifiques. Le secteur du Gers a donc été retiré du plan d'échantillonnage. Sur les deux autres secteurs, quelques bois ont été éliminés pour les mêmes raisons ou à cause du refus d'accès par l'un des propriétaires. Dans d'autres bois, le contour ou les limites entre la lisière et le milieu interne ont de nouveau été modifiés suite à l'observation de coupes ou de clairières récentes sur le terrain non visibles sur les photos aériennes disponibles (**Figure 7**). Après cette première visite, le critère de surface a été réévalué à 14 ha minimum afin de retenir certains bois ayant subi une réduction de surface après rectification de leurs contours. Cela nous a permis de conserver des bois potentiellement intéressants tout en restant sur des surfaces inter-bois homogènes.

- ↳ 20 bois sont retenus suite à ces visites sur les deux secteurs d'étude restants.
- ↳ 11 jours de terrain à 2 personnes ont été nécessaires pour cette première phase de terrain.

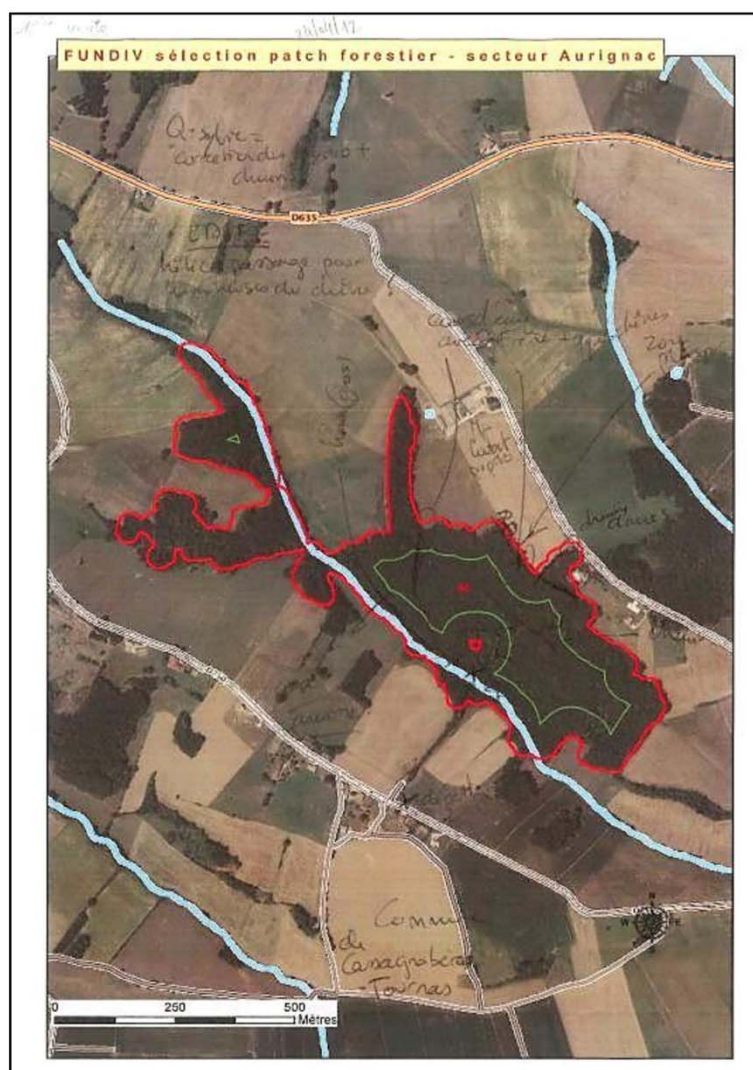


Figure 7. Exemple de fiche terrain annotée lors des visites des bois. Des coupes récentes ont été mentionnées pour une rectification ultérieure des limites de bois sous SIG.

3. Préparation des outils cartographiques sous SIG

Les modifications apportées sur le terrain ont été reportées sur le SIG de façon à obtenir une vision de chaque bois au plus près de la réalité et d'en répertorier leurs caractéristiques particulières (**Figure 8**). Ces premières informations recueillies sur le terrain et retranscrites sur de nouvelles cartes facilitent grandement le retour dans les bois (accès favorables, zones à éviter, etc.).

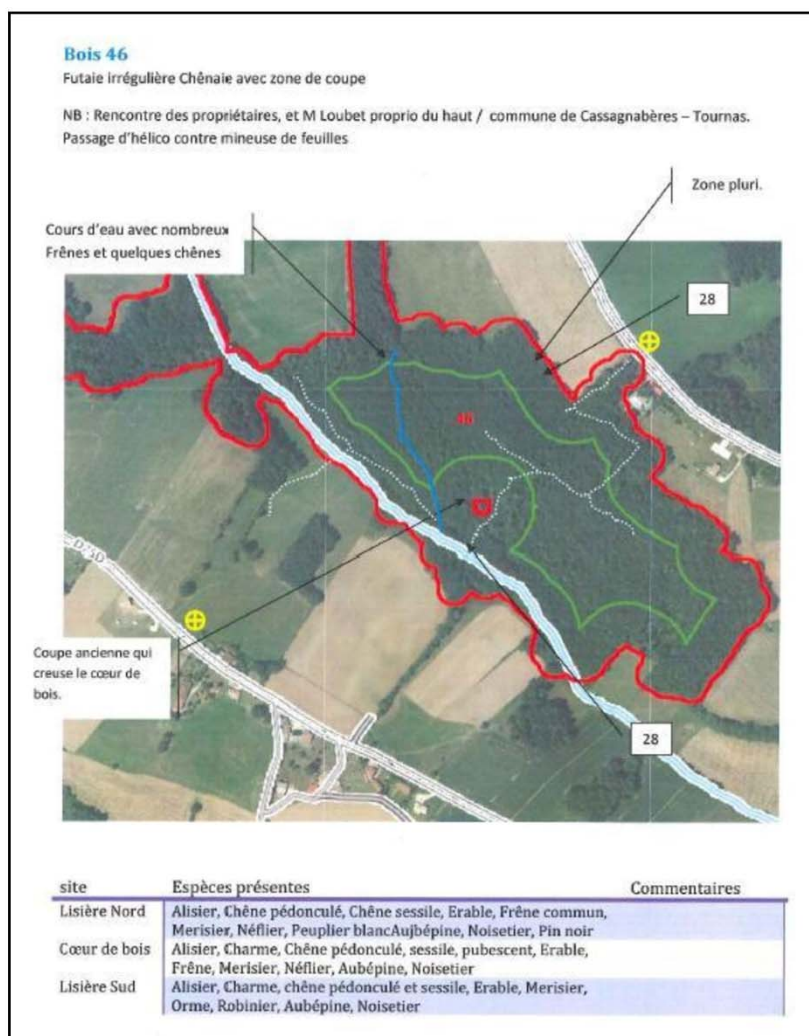


Figure 8. Exemple de fiche terrain complétée sur SIG après visite des bois.

Un maillage régulier de points géoreférencés (50 x 50 m) fut ensuite appliqué à chaque intérieur de bois pour situer systématiquement le centre des placettes potentielles à visiter (**Figure 9**). Pour les placettes en lisière, le protocole prévoyait de définir sur le terrain un point de départ puis de se déplacer linéairement et systématiquement tous les 50 m le long de la lisière.

➤ 18 bois sont encore dans l'échantillon (2 bois éliminés, un premier suite à un refus d'accès, un deuxième qui ne comportait que deux placettes).

➤ 2 jours de bureau à une personne ont été nécessaires pour préparer la deuxième sortie terrain.

➤ 8000 points de placettes potentielles dont 1500 sur le maillage du milieu interne et 6500 en lisière.

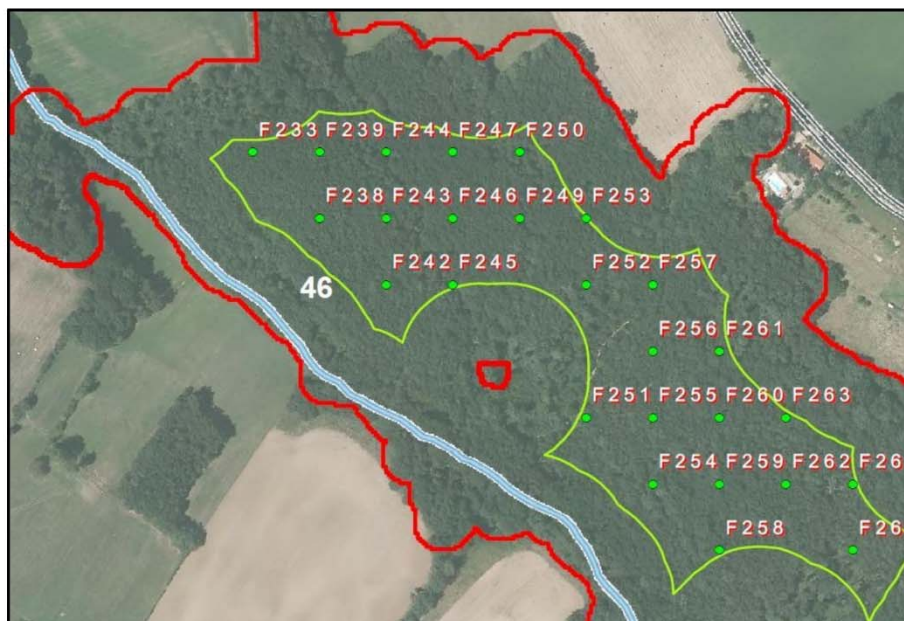


Figure 9. Maillage de points sur la partie interne du bois en prévision des visites de placettes potentielles.

4. Deuxième visite des bois restants

Les 18 bois restants ont été à nouveau visités afin de décrire les placettes situées sur les points des mailles dans le bois et le long de leurs lisières. Une placette est constituée d'un arbre cible et de ses voisins dont les houppiers sont à moins de 3 m du houppier de l'arbre désigné (Figure 10). A proximité de chaque point défini et localisé par le GPS, on recherche un chêne cible adulte, sain et dans l'étage dominant. La sélection des arbres selon leur état physiologique et leur stade de développement a été appuyée par les critères développés dans la méthode ARCHI de Drénou et al. (2012). Ainsi, les individus choisis ont un état physiologique comparable et sont sans risque pour les grimpeurs lors de la campagne de récolte des échantillons de feuilles. Un inventaire des arbres voisins et des mesures dendrométriques ont ensuite été réalisées. Selon la taille du bois, 3 à 5 placettes pour chaque modalité (pluri- ou monospécifique, en lisière et milieu de bois) ont été décrites dans chaque bois.

➤ 293 placettes ont été décrites.

➤ Ces placettes comprennent 2964 arbres voisins.

➤ 23 jours à 2 personnes ont été nécessaires pour cette deuxième opération de terrain.

A ce stade, la phase de recherche et de description des placettes est terminée. L'échantillon retenu correspond à l'objectif initial souhaité en nombre et en représentativité. Il servira de support pour la récolte et l'évaluation des dégâts sur houppier occasionnés par les insectes herbivores. La suite des travaux n'est pas décrite dans cet article.

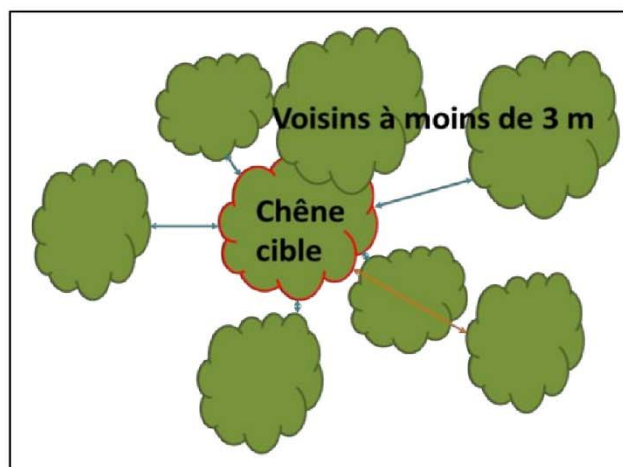


Figure 10. Représentation schématique d'une placette : un chêne cible est entouré par ses voisins directs dont le houppier se trouve à moins de 3 m du houppier cible. Les distances inférieures à 3 m sont signalées en bleu, en orange pour des houppiers au-delà des 3 m.

Bilan des coûts homme/jour et discussion

Le bilan est récapitulé dans le **Tableau 1**. Globalement, le temps total nécessaire sur le terrain de 68 journées réalisées par une personne (h/J) a été légèrement inférieur au temps total d'investissement humain pour le SIG (71h/J). Cependant leur répartition est différente entre la phase de sélection des bois et de sélection des placettes : l'essentiel du travail dans le SIG (69h/J) a été consacré à la recherche des bois (digitalisation, extraction, croisement des couches, etc.) alors que le temps de terrain a surtout été consacré à la recherche et à la description des placettes (46h/J).

Si l'on veut néanmoins faire une comparaison quantitative des deux méthodes, on constate que la prospection des bois sur le terrain nécessite plus de temps que le SIG. Par exemple, les 42 bois prospectés lors de la première visite ont demandé 22 h/J, ce qui représente 1,9 bois/personne/jour. Lors de l'étape précédente de sélection par SIG des bois compris entre 14 et 50 ha, les 70 bois ont été traités en 6 h/J, ce qui représente 11,7 bois/personne/jour.



On constate à travers ces deux exemples que le SIG permet un gain de temps important, d'autant plus que nous n'avons pas tenu compte dans nos calculs du temps de travail de digitalisation et d'identification des bois anciens obtenus pour le projet d'étude précédent (Lopez, 2012). En ce qui nous concernait, nous avons pu traiter 6 fois plus de bois sur des périodes équivalentes avec le SIG. Cet outil est parfaitement adapté pour sélectionner des objets d'études à condition qu'ils soient géoréférencés et extractibles depuis les couches de données mises à dispositions par les services spécialisés (BD ORTHO de l'IGN, carte géologique du BRGM...) ou internes (cartes des usages anciens des sols réalisées par l'INRA). Il est également précieux pour réaliser les documents tels que des cartes et plans à emmener sur le terrain.

Si ces données de base sont souvent disponibles sur la majeure partie du territoire, elles ne correspondent pas forcément à l'année de l'étude en cours. Cela est notamment le cas des photographies aériennes de la BD ORTHO® que l'IGN met à disposition, par exemple en 2014, les informations disponibles datent de 2010. Quant aux éléments boisés, les données sont souvent bien plus anciennes que leur état actuel. Un autre exemple qui ne concerne pas notre étude et qui justifie que le SIG ne soit pas une méthode exclusive, est le registre

parcellaire graphique (RPG). Celui-ci est une couche du SIG permettant l'identification des parcelles agricoles suite aux déclarations PAC⁶. Cependant, elle n'est disponible que l'année n+1.

Bien que le SIG aide significativement le personnel de terrain, cet outil ne peut actuellement pas supplanter le travail *in situ*. En effet, la dernière étape de description des placettes non présentée dans ce papier a également été fastidieuse. Elle est indispensable pour la description des placettes forestières à un niveau de précision qu'il n'est pas possible d'atteindre dans le SIG. Les méthodes actuelles de télédétection d'éléments naturels tels qu'un arbre dans le peuplement et l'identification de son essence sont en plein développement (Boureau, 2008 ; Guyon, 2013) mais ne sont pas encore opérationnelles à une échelle suffisamment fine pour nos besoins. Il en va de même avec les SIG embarqués, tels que les tablettes ou PC durcis. Ils présentent de réels avantages de portabilité mais leur utilisation dans les conditions rencontrées (forte luminosité, nécessité d'autonomie sans recharge) n'est pas vraiment adéquate.

Tableau 1. Synthèse des coûts Homme/Jour lors des différentes étapes de préparation de l'échantillon de bois.

	Échelle spatiale	Type de sélection à réaliser	Effectif de départ	Effectif retenu	Technique utilisée		Nombre d'h/j	
					SIG	Terrain	SIG	Terrain
Sélection des bois	Secteurs d'études	Eléments boisés (bois , haies, arbres isolés)	2658	461	oui	non	63	0
		Bois compris entre 15 et 50 hectares	461	70	oui	non		0
		Bois compris entre 14 et 50 hectares	70	42	oui	non	6	22
		Bois comportant des zones monospécifiques et pluri spécifiques	42	20 puis 18	non	oui	0	
	Sous total:							69 h/j
Sélection des placettes	Bois et placettes							
		Placettes	8000 points potentiels	293	non	oui	2	46
Total :							71 h/j	68h/j

Conclusion

Ce type de plan d'échantillonnage réalisé sur trois secteurs d'étude comprenant initialement 2658 éléments boisés et 8000 placettes potentielles aurait été long à réaliser sans le recours au SIG. Les 18 bois et les 293 placettes finalement retenus selon le protocole de recherche ont représenté un investissement en temps

⁶ Déclaration PAC (politique agricole commune) : les agriculteurs doivent déclarer annuellement les cultures réalisées sur leurs parcelles agricoles pour pouvoir bénéficier d'aides publiques.

équivalent à un ¼ de temps plein annuel pour une personne. Le temps investi a toutefois été capitalisé puisque cette étude étant réalisée sur un atelier pérenne (et en projet d'intégration d'une zone atelier PYGAR), toutes les données de cartographie et placettes décrites pourront être utilisées pour des travaux ultérieurs. Cependant, sans le SIG, la phase de sélection des bois aurait été beaucoup plus longue. La comparaison de deux étapes de sélection illustre bien les différences de résultats entre l'utilisation du SIG et les visites sur le terrain. Le SIG ne fait pourtant pas tout, la prospection sur le terrain est nécessaire et ces deux méthodes sont complémentaires. La méthode informatique fait gagner du temps dans la phase de recherche initiale mais le travail de terrain demeure nécessaire pour valider les sites et identifier les essences d'arbres. L'amélioration en cours des capteurs embarqués sur les satellites, les avions ou à présent sur les drones permettent d'envisager des tailles d'échantillonnage encore plus importantes.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Sylvie Ladet pour sa contribution à ce travail expérimental et la relecture de l'article. Bruno Dumora, Brigitte et l'équipe de grimpeurs de l'Unité expérimentale Entomologie et Forêt Méditerranéenne (INRA) d'Avignon ont également contribué à cette étude et nous les en remercions. Ces travaux rentrent dans le cadre du projet FunDiv Europe et nous remercions le 7^è programme cadre de l'Union européenne (FP7/2007-2013) sous accord de subvention n°265171 qui a permis de financer cette étude.

Références bibliographiques

Altieri MA (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric Ecosyst Environ* **74**: 19-31.

Alignier (2010) Distribution des communautés végétales sous l'influence des lisières forestières dans des bois fragmentés. Thèse de Doctorat de l'Université de Toulouse.

Alignier A, Chevalier R, Alard D, Corcket E (2013) Effets de lisière sur la diversité des communautés végétales dans différents paysages forestiers. Colloque ECOVEG à Tours (FRA) 2013. 22 p. Poster.

Andrieu E (2013) Reconstitution de l'histoire méconnue de la gestion de la petite forêt privée. *Les Cahiers de Framespa* (13).

Boureau JG (2008) *Manuel d'interprétation des photographies aériennes infrarouges - Application aux milieux forestiers et naturels*. Edition Inventaire Forestier National. 268p.

Drénou C, Bouvier M, Lemaire J (2012) La méthode de diagnostic ARCHI, application aux chênes pédonculés dépérissants. *Forêt-entreprise* 200: 4-15.

ESRI (2012) *Using ArcGis for Desktop version 10.2: The geographic information system for everyone*. Redlands: Environmental Systems Research Institute, Inc.

Favre C, Granier E, Cosserat-Mangeot R, Bachacou J, Dupouey J-L (2011) *Digitalisation des cartes anciennes, Manuel pour la vectorisation de l'usage des sols et le géoréférencement de la carte d'État-major*. INRA, Nancy, 40 p.

Guyon D (2013) Illustration des applications de la télédétection – Observations optiques et forêt. Séminaire télédétection, prospective Inra à Bordeaux (FRA) 2013. 21p. Poster.

Jactel H, Brouckhoff EG (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecol Lett* **10**: 835-848.

Lopez J (2012) Elaboration du projet SIG du projet DISTRAFOR pour le site Coteaux. Rapport d'activités internes pour le contrat DISTRAFOR (Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame forestière). 35 p.

Ladet S, Lopez J, Grel A, Valladares L, Brin A (2013) Cartographie historique : outil clé pour caractériser la continuité temporelle. Application à des travaux en écologie forestière. *In*: Actes de la Conférence internationale de géomatique et d'analyse spatiale 2013 : 139-154.

Moser D, Zechmeister HG, Plutzer C, Sauberer N, Wrba T, Grabherr G (2002) Landscape patch shape complexity as an effective measure for plant species richness in rural landscapes. *Landscape Ecology* 17: 657-669.

Annexe 2

Liste des publications et communications associées à ce travail de thèse

Publiées :

Baeten L, Verheyen K, Wirth C, Bruelheide H, Bussotti F, Finér L, Jaroszewicz B, Selvi F, Valladares F, Allan E, Ampoorter E, Auge H, Avăcăriei D, Barbaro L, Bărnoaiea I, Cristina C, Bastias CC, Jürgen Bauhus J, Carsten Beinhoff C, Raquel Benavides R, Adam Benneter A, Sigrid Berger S, Felix Berthold F, Johanna Boberg J, Damien Bonal D, Wolfgang Brüggemann W, Monique Carnol M, Bastien Castagneyrol B, Yohan Charbonnier Y, Ewa Chećko, David Coomes D, Andrea Coppi A, Eleftheria Dalmaris E, Gabriel Dănilă G, Seid M. Dawud SM, Wim de Vries W, Hans De Wandeler H, Deconchat M, Domisch T, Duduman G, Fischer M, Fotelli M, Gessler A, Gimeno TE, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hantsch L, Hättenschwiler S, Hector A, Hermy M, Holland V, Jactel H, Joly FX, Jucker T, Kolb S, Koricheva J, Lexer MJ, Liebergesell M, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Nichiforel L, Pollastrini M, Proulx R, Rabasa S, Radoglou K, Ratcliff S, Raulund-Rasmussen K, Seiferling I, Stenlid J, Vesterdal L, von Wilpert K, Zavala MA, Zielinski D, Scherer-Lorenzen M (2013) A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15:281-291

Burnel L, Gauthier G, Willm J, Heintz W, Guyot V (2014) Sélection de placettes forestières à l'échelle d'un territoire : complémentarité entre système d'information géographique et approches sur le terrain. *Le Cahier des Techniques de l'INRA* 82:1-14

Guyot V, Castagneyrol B, Vialatte A, Deconchat M, Selvi F, Bussotti F, Jactel H (2015) Tree diversity limits the impact of an invasive forest pest. *PLoS ONE* 10:e0136469

Soumises/En révision :

Guyot V, Castagneyrol B, Vialatte A, Deconchat M, Jactel H. Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe. *Soumise dans Biology Letters*

Pollastrini M, Feducci M, Bonal D, Fotelli M, Gessler A, Grossiord G, Guyot V, Jactel H, Nguyen D, Radoglou K, Bussotti F. Physiological significance of forest tree defoliation: results from a survey in a mixed forest in Tuscany (Central Italy). *Soumise dans Forest Ecology and Management*

En préparation :

Guyot V, Jactel H, Imbaud B, Castagneyrol B, Deconchat M, Vialatte A. Associational resistance at forest edges. *En preparation pour Journal of Applied Ecology*

van der Plas F, Manning P, Allan E, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Wirth C, Zavala MA, Hector A, Ampoorter E, Baeten L, Barbaro L, Bauhus J, Benavides R, Benneter A, Berthold F, Bonal D, Bouriaud O, Bruelheide H, Bussotti F, Carnol M, Castagneyrol B, Charbonnier Y, Coomes D, Coppi A, Bastias CC, Dawud SM, De Wandeler H, Domisch T, Finér L, Gessler A, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Joly FX, Jucker T, Koricheva J, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Pollastrini M, Raulund-Rasmussen K, Selvi F, Stenlid J, Valladares F, Vesterdal L, Zielinski D, Fischer M. « Jack-of-all-trades » effects drive biodiversity-ecosystem multifunctionality relationships. *En préparation pour Nature communication*

van der Plas F, Soliveres S, Manning P, Allan E, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Wirth C, Zavala MA, Ampoorter E, Baeten L, Barbaro L, Bauhus J, Benavides R, Benneter A, Bonal B, Bouriaud O, Bruelheide H, Bussotti F, Carnol M, Castagneyrol B, Charbonnier Y, Coomes D, Coppi A, Bastias CC, Dawud SM, De Wandeler H, Domisch T, Finér L, Gessler A, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Joly FX, Jucker T, Koricheva J, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Pollastrini M, Ratcliffe S, Raulund-Rasmussen K, Selvi F, Stenlid J, Valladares F, Vesterdal L, Zielinski D, Fischer M. Biotic homogenization is more detrimental than local species loss for landscape-scale forest multifunctionality. *En préparation pour Ecology Letters*

Communication :

Guyot V (2014) Tree diversity limits the impact of an invasive forest pest, *Dryocosmus kuriphilus*. Communication orale, BSE-SFE annual meeting 2014, Lille (FRA)

INDEX DES FIGURES

Figure 1 : Facteurs affectant la biodiversité, les fonctions et services des écosystèmes.....	5
Figure 2 : Attaque de processionnaire du pin.....	7
Figure 3 : Défoliation moyenne des arbres sur le territoire européen.....	8
Figure 4 : Evolution de la défoliation des essences les plus communes en Europe enregistrée sur 20 ans.....	9
Figure 5 : Illustration de différentes guildes d'insectes défoliateurs	11
Figure 6 : Hypothèses de résistance et de susceptibilité par association	15
Figure 7 : Schéma d'une parcelle exploratoire.....	26
Figure 8 : Exemple de carte d'une parcelle.....	28
Figure 9 : Représentation d'un bois sur fond de carte IGN	43
Figure 10 : Carte de localisation du site d'étude des vallées et coteaux de Gascogne.....	44
Figure 11 : Vue aérienne d'un bois	46
Figure 12 : Vue de dessus des houppiers de l'arbre focal entouré de ses voisins.....	47
Figure 13 : Représentation des houppiers notables et non-notables	49
Figure 14 : Sous-ensembles du houppier pour l'évaluation des différents symptômes	51
Figure 15 : Différentes techniques de récolte du feuillage	52
Figure 16: Relationship between mean percent of broadleaved tree defoliation per plot and tree species richness in mature European forests	62
Figure 17: Species-specific and country-specific responses of defoliation to tree species richness.....	63
Figure 18: Illustration of the four modalities of the sampling design: pure plot at forest edge and interior, mixed plot at forest edge and interior	72
Figure 19: Effect of plot diversity (pure vs. mixed) and plot position (edge vs. interior) on focal oak tree crown defoliation.....	75
Figure 20: Effect of plot diversity (tree species richness) and plot position (edge vs. interior) on focal oak tree crown defoliation.....	77
Figure 21: Relationship between total defoliation by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> and tree species richness at the plot level.....	94
Figure 22: Relationship between total defoliation by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> and chestnut tree apparency at the neighborhood level.....	95
Figure S1: Schematic representation of a <i>Castanea sativa</i> crown damaged by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> galls.....	99
Figure S2: Relationship between total defoliation by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> and tree species richness at the plot level.....	106
Figure S3: Relationship between total defoliation by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> and tree species richness at the plot level.....	107
Figure 23 : Effet de la diversité forestière sur les taux de défoliation de houppier d'arbres répartis selon un gradient climatique sur le territoire européen.....	111
Figure 24 : Rôles potentiels de la diversité d'un peuplement forestier sur la régulation des insectes défoliateurs suivant les trois principales étapes de leur dynamique de colonisation (localisation, exploitation, expansion)	113
Figure 25 : Effet de la richesse spécifique du voisinage direct de chênes cibles sur les relations entre insectes défoliateurs endophages	116

INDEX DES TABLEAUX

Tableau 1 : Nombre de parcelles par type de mélange pour chaque site exploratoire et nombre total d'arbres à échantillonner par site.	26
Tableau 2 : Définition des classes de notes d'intensité de défoliation pour l'évaluation de l'état du houppier.	49
Tableau 3 : Définition et illustration des classes de notes d'intensité pour l'évaluation de la surface endommagée sur feuilles.	53
Table 4: List of focal tree species assessed for insect damage along gradients of tree species richness in six European regions.	61
Table S1: Result of model comparison for testing the effect of four forest diversity and composition variables on mean defoliation in broadleaved species.	65
Table 5: Characteristics of study sites with number of sampled forest patches, experimental plots and neighbouring trees.	71
Table 6: Final selection of best linear mixed models testing the effect of plot diversity (pure vs. mixed) and plot position (edge vs. interior) on focal oak defoliation (T_D)	76
Table 7: Final selection of best linear mixed effects models testing the effect of plot diversity (tree species richness) and plot position (edge vs. interior) on focal oak defoliation (T_D)	78
Table S2: Mean values for crown defoliation and insect guilds assessment	81
Table S3: Pearson correlation coefficients between percentage of crown defoliation (visually assessed) and each guild variable	81
Table 8: Characteristics of chestnut plots and trees sampled along the gradient of tree species richness.....	89
Table 9: Results of model selection for the analyses of total defoliation by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> on chestnut trees in forests with increasing tree species diversity	93
Table S4: Damage caused by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> assessed on 70 <i>Castanea sativa</i> and explanatory variables calculated at plot and neighborhood levels	101
Table S5: R syntax for each mixed model used in the model comparison method based on Akaike's information criterion	104
Table S6: Results of model selection for the analyses of total defoliation by <i>Dryocosmus kuriphilus</i> on chestnut trees in forests with increasing tree species diversity	105